SÉRIE C
N° D'ORDRE : 59
N° DE SÉRIE : 25

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTE DES SCIENCES DE L'UNIVERSITE DE RENNES

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Christian DENIS

Première thèse. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU COMPORTEMENT CONSTRUCTEUR DES LARVES DE TRICHOPTÈRES ET PROBLÈMES RELATIFS A L'ÉDIFICATION DU FOURREAU.

Deuxième thèse. — LES TERMITIÈRES ET LEUR ÉDIFICATION.

Soutenues le 10 novembre 1966 devant la Commission d'Examen

MM. RICHARD ..... *Président.*
MAILLET ..... *Examinateurs.*
ALLEGRET .....
BAERENDS ..... *Membre invité.*

CREPIN-LEBLOND ET Cie, EDITEURS
12, RUE DUGUAY-TROUIN — PARIS 6e
1968

SÉRIE C
N° D'ORDRE : 59
N° DE SÉRIE : 25

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTE DES SCIENCES DE L'UNIVERSITE DE RENNES

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Christian DENIS

Première thèse. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU COMPORTEMENT CONSTRUCTEUR DES LARVES DE TRICHOPTÈRES ET PROBLÈMES RELATIFS A L'ÉDIFICATION DU FOURREAU.

Deuxième thèse. — LES TERMITIÈRES ET LEUR ÉDIFICATION.

Soutenues le 10 novembre 1966 devant la Commission d'Examen

MM. RICHARD ..... *Président.*
MAILLET ..... *Examinateurs.*
ALLEGRET .....
BAERENDS ..... *Membre invité.*

CREPIN-LEBLOND ET Cie, EDITEURS
12, RUE DUGUAY-TROUIN — PARIS 6e
1968

UNIVERSITE DE RENNES

FACULTE DES SCIENCES

Doyen

M. BOCLE Jean.

Assesseur

M. MAILLET Pierre.

Doyens honoraires

MM. MILON Yves.
TREHIN Robert.
SCHMITT Max.
LE MOAL Henri.
MARTIN Yves.

Professeurs honoraires

MM. ANTOINE Louis.
CONDUCHE François.
FREYMANN René.
ROHMER Raymond.
TREHIN Robert.

Maîtres de Conférences honoraires

MM. MENEZ J.-L., GRILLET Léon.

Professeurs	**Maîtres de Conférences et Chargés de Cours**
Mathématiques	
Mlle CHARPENTIER Marie.	MM. BENABOU Jean.
Mlle LIBERMANN Paulette.	GIORGIUTTI Italo.
MM. GLAESER Georges.	RAVIART.
GUERINDON Jean.	PRADINES.
BOCLE Jean.	LEGOUPIL.
Mlle DELAVAULT Huguette.	HOUDEBINE.
MM. METIVIER Michel.	COATMELEC.
QUERRE Julien.	KOSKAS.
	BKOUCHE.

UNIV. LEIDEN PHYS.

Physique

MM. Vacher Michel.
Vigneron Léopold.
Le Bot Jean.
Monod-Herzen Gabriel.
Robin Stéphane.
Le Montagner Serge.
Mevel Jean-Yves.
Suzor Francis.
Meinnel Jean.
Mme Robin née Salomond S.
M. Johannin Pierre.
Mme Johannin née Gilles A.
MM. Galatry Louis.
Regenstreif Edouard.
Brun Pierre.
MM. Guidini Joseph.
Schmouker Jean.
Genin Robert.
Mme Genin née Gauchet J.
MM. Picard Elie.
Peresse Joseph.
Mme Quivy Denise.

Chimie

MM. Salmon-Legagneur Fr.
Vene Jean.
Levas Emile.
Peltier Daniel.
Vallet Pierre.
Prigent Jacques.
Foucaud André.
Lang Jean.
Carrie Robert.
Teste Jean.
Guerillot Claude.
Kerfanto Michel.
MM. Saumagne Pierre.
Dabard René.
Weigel Dominique.
M. Courtot.
Mme Courtot.
M. Guerchais Emile.

Zoobiologie

MM. Richard Gaston.
Maillet Pierre.
Boistel Jacques.
Allegret Paul.
Mme Lahaye Jacqueline.
M. Razet Pierre.
M. Folliot Roger.
Mme Urvoy née Lemasson J.
M. Rebecq Jacques.

Botanique

MM. Nicollon des Abbayes H.
Villeret Serge.
Mlle Goas Marie.
M. Claustres Georges.
Mme Moreau Mireille.
M. Magne Francis.

Géologie

M. Milon Yves.
Mlle Renaud Alzine.
Mlle Durand Suzanne.
M. Philippot André.
M. Didier.

Conseiller administratif
des Services universitaires

M. Bourdiguel Robert.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544724_0038

CONTRIBUTION A L'ETUDE DU COMPORTEMENT CONSTRUCTEUR DES LARVES DE TRICHOPTÈRES ET PROBLÈMES RELATIFS A L'ÉDIFICATION DU FOURREAU

SOMMAIRE

INTRODUCTION

I. — *LES CONSTRUCTIONS EDIFIEES PAR LES LARVES DE TRICHOPTERES* 8

A. — LES FOURREAUX MOBILES 9

1) Les fourreaux des larves éruciformes 9

2) Les fourreaux des larves campodéiformes 10

B. — LES ABRIS FIXES 10

1) Les galeries 10

2) Les filets pêcheurs en entonnoir 10

3) Les pièges à filet fixe 11

II. — *ETUDE DE LA CONSTRUCTION DU FOURREAU DES LARVES ERUCIFORMES* 11

A. — RÉALISATION DE LA PARTIE INITIALE DU FOURREAU 12

B. — LA RECONSTRUCTION DU FOURREAU PROPREMENT DIT 15

1) Le fourreau reconstruit : ses différentes parties 15

2) Le comportement constructeur 17

C. — L'ÉLIMINATION DU FOURREAU PROVISOIRE 18

D. — LA FORMATION DU REVÊTEMENT SOYEUX SUR LA FACE INTERNE DE LA PAROI DU FOURREAU 18

III. — *LES PROBLEMES POSES PAR LA CONSTRUCTION DU FOURREAU* 19

IV. — *ORIENTATION DES RECHERCHES PERSONNELLES* 21

MATERIEL ET METHODE 22

PREMIERE PARTIE

ETUDE DU COMPORTEMENT DE L'ANIMAL DANS L'ŒUF ET DANS LA PONTE

I. — *DONNEES SOMMAIRES SUR L'EMBRYOGENESE ET SUR LES PREMIERES ETAPES DE LA VIE DE* MOLANNA ANGUSTATA 24

II. — *LE COMPORTEMENT DE L'ANIMAL DANS L'ŒUF* 26

III. — *LE COMPORTEMENT DE L'ANIMAL PENDANT L'ECLOSION* 31

IV. — *LE COMPORTEMENT DE L'ANIMAL DANS LA PONTE* 34

Première étape 36

Deuxième étape. Diversification des types de comportements 39

A. — LES PRINCIPAUX TYPES DE MOUVEMENTS ALTERNATIFS 40

1) Les mouvements des pattes 40

a) Les mouvements locomoteurs 40

b) Les mouvements A (amples) 41

c) Les mouvements R (réduits) 41

d) Les mouvements T (torsion) 43

2) Les mouvements des mandibules : mouvements *S* (section) 43

3) Les mouvements de la tête : mouvements *F* (filage) 43

4) Les mouvements de l'abdomen : mouvements *O* (ondulations abdominales) 44

5) Mouvements accessoires 44

B. — LES NOUVELLES SÉRIES DE MOUVEMENTS 44

1) Séries simples correspondant à un unique « enchaînement complexe » 46

a) Séries où interviennent les mouvements locomoteurs .. 46

b) Séries où interviennent les mouvements des deux premières paires de pattes 48

c) Séries où interviennent les mouvements abdominaux du type O 49

d) Séries dans lesquelles interviennent les mouvements des mandibules (S) ou ceux de la tête (F) 49

2) Séries de mouvements débordant du cadre d'un enchaînement complexe 49

V. — *DESCRIPTION DU COMPORTEMENT DE L'ANIMAL LORSQU'IL QUITTE LA PONTE* 51

VI. — *OBSERVATIONS SUR D'AUTRES ESPECES* 52

CONCLUSIONS 54

DEUXIEME PARTIE

ETUDE DE LA CONSTRUCTION DU FOURREAU

I. — *ETUDE DE LA CONSTRUCTION DES FONDATIONS DU FOURREAU* 55

A. — OBSERVATIONS GÉNÉRALES SUR LES TYPES DE FONDATIONS ET L'ACTIVITÉ DES LARVULES 55

1) Description des fondations du fourreau 55

2) Données relatives au comportement de l'ensemble des individus d'une ponte 57

a) Larvules à développement embryonnaire normal 57

b) Larvules à développement embryonnaire anormalement prolongé 58

B. — ANALYSE DU COMPORTEMENT LORS DE LA CONSTRUCTION DES FONDATIONS DU FOURREAU 60

1) Le comportement des animaux lorsqu'ils présentent les premiers mouvements de construction 60

a) Les animaux édifient d'emblée une construction liée ..

b) Les animaux ne réalisent pas d'emblée une construction liée 62

2) Le comportement des animaux pendant la construction des différents types de fondations du fourreau 64

a) La construction d'une ceinture abdominale 64

b) La construction d'une galerie 70

c) La construction d'un tas 70

d) La construction d'un abri-grossier 71

e) Remarques importantes concernant le comportement de l'ensemble des individus de la ponte 71

II. — *ETUDE DE LA CONSTRUCTION DU FOURREAU PROPREMENT DIT* 72

A. — OBSERVATIONS GÉNÉRALES SUR LE FOURREAU ET L'ACTIVITÉ DES LARVULES 72

1) Description du fourreau 72

2) Données générales concernant la construction du fourreau 74

B. — ANALYSE DES COMPORTEMENTS PENDANT LA CONSTRUCTION DU FOURREAU 75

1) Comportement au début de la construction du fourreau 76

2) Comportement vers la fin de la construction du premier segment du fourreau 77

3) Comportement pendant la construction du second segment du fourreau 77

4) Comportement pendant la construction du fourreau définitif 79

5) L'élimination de la partie postérieure de la construction 84

a) Le tête-à-queue 84

b) Réalisation d'une section annulaire 84

6) Le tissage du revêtement soyeux interne de la paroi du fourreau 85

III. — *RECHERCHE EXPERIMENTALE DE QUELQUES FACTEURS RESPONSABLES DE LA DIVERSITE DES CONDUITES INDIVIDUELLES AVANT ET PENDANT LA CONSTRUCTION DES FONDATIONS DU FOURREAU* 86

A. — RECONSTRUCTION DES FONDATIONS DU FOURREAU 87

B. — MODIFICATIONS EXPÉRIMENTALES DU MILIEU 88

1) Les modifications du substrat 88
a) Le substrat est constitué par une couche de fines particules végétales détritiques 88
b) Le substrat est constitué par du sable fin 89
c) Le substrat est constitué par du sable grossier 89
2) Les variations de l'intensité de l'éclairement 91

TROISIEME PARTIE

DISCUSSION DES PROBLEMES RELATIFS A LA CONSTRUCTION DU FOURREAU

I. — *L'EXEMPLE DE* MOLANNA ANGUSTATA *PEUT-IL ETRE GENERALISE ?* 94

A. — Les étapes successives de l'édification du fourreau 94

B. — Le comportement constructeur des Trichoptères .. 95

II. — *QUEL EST LE FACTEUR RESPONSABLE DE L'ORGANISATION DE LA CONSTRUCTION ?* 96

III. — *COMMENT LA CONSTRUCTION ORGANISE-T-ELLE L'ACTION SEQUENTIELLE ?* 99

A. — Le renforcement progressif de l'excitabilité 99

B. — L'inhibition nerveuse initiale et la levée progressive de l'inhibition. 102

IV. — *COMMENT LE TYPE MOTEUR DE L'ANIMAL ORGANISE-T-IL L'ACTION SEQUENTIELLE ?* 105

A. — Les anomalies du comportement constructeur 105

B. — Le déterminisme de l'action séquentielle 106

1) La valeur attractive de la construction 106
2) Les tendances 107
3) La coordination motrice initiale et la commande de la construction 108

C. — Les principaux facteurs qui déterminent le type moteur initial 110

D. — Les principales voies évolutives du type moteur des Trichoptères 112

V. — *COMMENT S'EFFECTUE LA REGULATION DE LA TAILLE DU FOURREAU* 114

A. — Les réactions de construction 114

B. — Les réactions de destruction 116

CONCLUSIONS GENERALES 118

AVANT-PROPOS

LE sujet de ces recherches m'a été proposé par M. le Pr RICHARD à qui je tiens à exprimer toute ma reconnaissance. C'est lui qui m'a initié au travail de la recherche, et je lui suis redevable de ma formation dans le domaine du comportement. Je dois à ses conseils répétés, au cours de multiples entretiens qu'il m'a toujours très amicalement accordés, d'avoir pu mener à bien ce travail. Qu'il soit persuadé de ma profonde gratitude et de mon respectueux attachement.

Je dois également beaucoup à M. le Pr ALLEGRET. Il s'est toujours vivement intéressé à mon travail, et ses conseils judicieux m'ont été fort utiles, ses critiques et ses suggestions m'ont considérablement aidé dans la mise au point du texte définitif. Je lui en suis très reconnaissant et lui exprime mes respectueux remerciements.

Quoique les recherches qu'il dirige l'aient fait abandonner depuis longtemps le domaine des Trichoptères et de leur comportement, M. le Pr MILLET a bien voulu prendre connaissance de mon manus-

crit et accepter de juger mon travail. Qu'il trouve ici l'expression de ma respectueuse gratitude.

Je tiens à exprimer mes remerciements respectueux à M. le Pr BAERENDS de l'Université de Groningue qui me fait l'honneur de participer au jury chargé d'examiner cette thèse et d'apporter sa haute compétence à la critique de mon travail.

Mes remerciements vont également à M. FISCHER, spécialiste des Trichoptères, qui m'a si aimablement déterminé plusieurs espèces de ces Insectes.

Les quelques séquences cinématographiques qui complètent mon travail d'observation ont pu être réalisées grâce au concours du Service du Film de Recherche scientifique. J'en remercie vivement Mme BARBIER GREGH directrice de ce service, ainsi que son technicien, M. MONCEL, qui m'a apporté son aide et ses connaissances cinématographiques avec beaucoup de gentillesse.

Enfin, je remercie bien amicalement tous mes collègues de la Faculté des Sciences et le personnel du laboratoire de Biologie animale qui m'ont aidé, à divers titres, si gentiment au cours de mon travail.

INTRODUCTION

Avant d'aborder l'exposé de nos travaux consacrés à l'étude de l'édification du fourreau des Trichoptères, il nous paraît nécessaire de présenter les différents types de constructions de ces Insectes et de faire le point des connaissances acquises au sujet de leur réalisation.

I. — LES CONSTRUCTIONS EDIFIEES PAR LES LARVES DE TRICHOPTERES

Les publications se rapportant à la description des constructions des Trichoptères sont très nombreuses ; les plus importantes sont celles de Pictet (1834), Hagen (1864), Struck (1899 et 1903), Silfvenius (1901, 1903 et 1904), Wesenberg-Lund (1913), Lloyd (1921), Alm (1926), Hickin (série de monographies de 1942 à 1959). Les descriptions de fourreaux ont été reprises dans les ouvrages généraux de systématique : Ulmer (1909), Lestage (1921), Bertrand (1954), Botosaneanu (1963).

Parmi ces constructions, on distingue habituellement les fourreaux mobiles et les abris fixes. Les premiers sont édifiés par toutes les espèces à larves éruciformes et par certaines espèces dont les larves sont de type campodéiforme (Hydroptilidés et Glossomatinés). Les seconds sont tous édifiés par des larves campodéiformes.

A. — LES FOURREAUX MOBILES.

1) Les fourreaux des larves éruciformes.

Malgré leur apparente diversité, les fourreaux des larves éruciformes présentent tous d'importants caractères communs : le logement de l'animal est constitué par un tube soyeux de section circulaire ou ovalaire (rarement quadrangulaire). Le tube est en général tronconique, mais parfois cylindrique ; il est, de plus, rectiligne ou légèrement arqué (le fourreau d'*Helicopsyche*, enroulé en spirale, est la seule exception connue). Chez certaines espèces, l'orifice postérieur du fourreau, le plus étroit, se trouve partiellement fermé par une membrane operculaire, soyeuse, présentant un pertuis central.

La structure du tube de soie a été soigneusement étudiée par Hubault (1924). Cet auteur a constaté que le tube était constitué par plusieurs couches soyeuses superposées. Chez certaines espèces, les fils de soie ont une orientation précise et forment un feutrage régulier ; chez d'autres, ils sont disposés sans ordre apparent.

Le tube soyeux est généralement recouvert en totalité par un assemblage d'éléments reliés entre eux par de la soie. Cet assemblage constitue la véritable paroi du fourreau (il existe cependant quelques fourreaux entièrement soyeux tels que ceux de *Setodes tineiformis* ou de *Brachycentrus subnubilus*). Les éléments employés sont des matériaux de nature végétale ou minérale. La forme, la taille et la disposition des éléments du fourreau varient considérablement et constituent souvent d'importants caractères spécifiques.

Certains éléments végétaux sont de petites baguettes (fragments de tiges ou de racines) disposées d'une manière précise (perpendiculairement à l'axe du fourreau chez *Limnophilus rhombicus*, ou parallèlement à cet axe et formant des spires chez *Phryganea*, *Neuronia*, *Triaenodes*...). D'autres éléments végétaux sont plats et présentent alors une grande surface (fragments de feuilles).

Les éléments minéraux (grains de sable ou petits cailloux) sont souvent parfaitement calibrés. Certains fourreaux sont constitués de grains présentant deux faces planes parallèles et toujours orientées de manière à recouvrir une surface maximum (*Sericostoma*, *Notidobia*, *Molanna*...). Dans la majorité des cas, les éléments minéraux sont étroitement juxtaposés, ce qui apporte une grande cohésion à la paroi du fourreau.

On sait depuis longtemps que le fourreau est construit par la jeune larve (larvule (*) des auteurs), en général dès qu'elle quitte

---

(*) Le terme de larvule, généralement employé et que nous utiliserons, prête à confusion : il correspond à la larve de premier stade, morphologiquement fort différente des stades ultérieurs mais qui a déjà effectué une mue lors de l'éclosion.

la ponte (*) et qu'elle le conserve pendant toute la durée de son cycle de développement postembryonnaire. Elle agrandit alors son habitacle, lorsqu'elle-même augmente de taille. Peu avant sa nymphose, la larve fixe son fourreau à un support et obture chacun des deux orifices par une membrane dans laquelle se trouvent ménagés un ou plusieurs pertuis. Ces derniers permettent une circulation d'eau dans le logement de l'animal.

2) Les fourreaux des larves campodéiformes.

Les fourreaux des Glossomatinés ressemblent à un grain de café. Leur face dorsale est bombée et leur face ventrale plane ; cette dernière porte un orifice à chacune de ses extrémités. La paroi de ces fourreaux est formée de petits cailloux.

Là aussi, c'est la jeune larve qui construit le fourreau et l'agrandit progressivement. Avant de se nymphoser, la larve détruit la totalité de la face ventrale de son fourreau, en fixe la partie dorsale sur un support plan (une grosse pierre) et, dans la logette ainsi constituée, tisse un cocon soyeux à l'intérieur duquel elle effectue sa métamorphose.

Les fourreaux des larves d'Hydroptilidés sont caractérisés par leur aplatissement et leur très petite taille. Ils présentent un orifice à chacune de leurs extrémités. Leur paroi est en général constituée de très fins grains de sable. Le fourreau d'*Ithytrichia*, par contre, est entièrement soyeux.

Tous ces fourreaux d'Hydroptilidés sont construits par les larves parvenues au dernier stade (Nielsen, 1948). Avant de se nymphoser, les larves fixent leur fourreau à un support et en obturent les orifices.

B. — LES ABRIS FIXES.

On distingue habituellement trois types d'abris fixes : les galeries, les filets pêcheurs en entonnoir et les pièges à filet fixe.

1) Les galeries sont fixées sur des pierres, et leur paroi peu rigide est formée de grains de sable reliés entre eux par de la soie. Ces constructions appartiennent aux larves de Psychomyidés.

2) Les filets pêcheurs en entonnoir, construits à l'aide de fils de soie, sont généralement tendus entre des pierres ou des végé-

(*) Réaumur (1737), Pictet (1834), Zaddach (1854), Patten (1884) furent parmi les premiers à observer les jeunes larves nouvellement écloses et à signaler qu'elles construisent leur fourreau dès qu'elles prennent contact avec leur milieu aquatique naturel.

taux immergés. Ils ont la forme d'un entonnoir allongé ; leur grand orifice est orienté face au courant d'eau. La larve se trouve dans la partie rétrécie de l'abri. Ces filets sont construits par les larves de Polycentropidés et de Philopotamidés.

3) Les pièges a filet fixe comprennent une antichambre ouverte face au courant d'eau. La larve habite dans un logement qui s'ouvre au fond de l'antichambre. Dans ce dernier, et en face de l'orifice, se trouve un filet soyeux aux mailles résistantes, et souvent très régulières. Ces constructions sont réalisées par les larves d'Hydropsychidés.

Lorsqu'elles vont se nymphoser, toutes les larves qui vivent dans un abri fixe abandonnent ce dernier et construisent une logette hémisphérique ou en demi-ellipsoïde dans laquelle elles tissent un cocon soyeux ; elles rejoignent en cela les Glossomatinés.

II. — ETUDE DE LA CONSTRUCTION DU FOURREAU DES LARVES ERUCIFORMES

La majorité des travaux consacrés à l'étude de l'édification des constructions des Trichoptères se rapporte aux fourreaux des larves éruciformes. Dans notre mise au point bibliographique, nous nous en tiendrons donc uniquement à ce groupe en remarquant dès à présent que les descriptions s'appliquent presque toujours à la reconstruction du fourreau par une larve plus ou moins âgée.

Réaumur (1737) a vraisemblablement été le premier à décrire la reconstruction du fourreau par les larves de Trichoptères. Cet auteur a constaté que l'animal édifie tout d'abord un étui grossier dont le rôle est provisoire et qu'il confectionne ensuite son fourreau spécifique, directement au contact du précédent qui est peu après abandonné.

A l'instar de Réaumur, tous les auteurs qui ont cherché à étudier le mode de construction du fourreau ont, comme lui, expulsé des larves de leur abri afin de les obliger à en bâtir un autre. Dans tous les cas, la réalisation d'un fourreau provisoire, grossier, précédant la reconstruction du fourreau spécifique a été retrouvée. De nombreux auteurs se sont tout particulièrement intéressés à la première étape de la reconstruction : en s'adressant à différentes espèces, les uns et les autres ont décrit plusieurs modes de construction de la partie initiale du fourreau et distingué alors divers types morphologiques.

En conséquence, nous diviserons essentiellement en deux grandes parties notre exposé des recherches consacrées à l'étude de la reconstruction du fourreau par les larves éruciformes : nous examinerons ce qui a trait 1°) à la réalisation de la partie initiale du

fourreau et 2°) à la reconstruction du fourreau proprement dit. Mais nous nous intéresserons également aux autres activités qui sont en rapport avec la reconstruction du fourreau. Ceci fera l'objet de deux autres parties moins importantes de notre exposé : 3°) l'élimination du fourreau provisoire et 4°) la formation du revêtement soyeux sur la face interne du fourreau.

A. — REALISATION DE LA PARTIE INITIALE DU FOURREAU

Les données relatives à la morphologie de la partie initiale du fourreau et celles concernant sa reconstruction sont extrêmement diverses. Ainsi, Pictet (1834) remarque qu'après une période pendant laquelle elle se déplace constamment, « la larve choisit deux ou trois pierres assez grandes et plates et en fait une voûte mince, soutenue par des fils de soie au-dessous de laquelle elle se loge ». Oudemans (1900) constate que l'animal (*) rassemble des matériaux et construit successivement la partie ventrale, les parties latérales et la partie dorsale d'un abri. La larve de *Platyphylax designatus* constitue un grand tas de matériaux au contact duquel le fourreau est reconstruit. Le tas, toutefois, n'est pas intégré au fourreau (Marshall et Vorhies, 1905). Dans le cas de *Molanna angustata*, Dembowski (1933) observe successivement l'enfouissement (die Eingrabung), à la fin duquel l'animal se trouve placé sur le dos, puis la formation d'un tas-abri (der Stützhaufen) ; pour cela, la larve relie entre eux, par de la soie, les grains de sable qui la recouvrent et d'autres qu'elle attire à elle. Elle forme finalement une ceinture en pivotant peu à peu sur elle-même.

Bien que fragmentaires, les observations de Fankhauser et Reick (1935), relatives à *Neuronia postica* sont intéressantes en ce qu'elles ont des points communs avec certaines des précédentes données. Ces auteurs ont remarqué différentes façons de procéder :

— L'animal s'enfouit, quand il en a la possibilité, et commence alors à construire. Ce comportement rappelle celui de *Molanna angustata*.

— L'animal utilise souvent un point d'attache solide ; il constitue alors un tas, s'il ne dispose que de matériaux de petite taille (le fourreau sera provisoirement relié au point fixe). Ces observations sont comparables à celles de Marshall et Vorhies.

— Si l'animal ne dispose que d'une grande feuille, il se place dessous et construit son fourreau en découpant des morceaux de celle-ci.

(*) Ni Pictet, ni Oudemans ne mentionnent le nom des espèces qu'ils ont observées.

Selon Moretti (1933), la reconstruction du fourreau, chez *Sericostoma personatum*, *Limnophilus rhombicus* et *Glyphotaelius pellucidus*, s'effectue à partir d'un anneau édifié autour du premier segment abdominal. Carasso et Maillet (1952 et 1954) ont observé un tel anneau chez *Triaenodes conspersa* et *Setodes sp.* ; ils l'ont nommé première ceinture abdominale et ont constaté que pour construire cette ceinture, les larves

— formaient une boulette de débris végétaux,

— allongeaient la boulette à l'aide de nouveaux matériaux

— et disposaient l'ensemble autour de leur premier segment abdominal en lui faisant subir, à l'aide de leurs pattes, une rotation ventrodorsale par rapport à leur corps.

Enfin, Hanna (1960) étudie la phase initiale de la reconstruction du fourreau chez trente-huit espèces de Trichoptères. Cet auteur distingue sept méthodes différentes de construction pour les larves éruciformes :

— La méthode du tunnel : la larve rassemble un tas de feuilles et rampe dessous.

— Les méthodes de la plaque dorsale, de la plaque ventrale et du carré : dans chaque cas, l'animal édifie, les uns après les autres, les différents côtés de la construction.

— La méthode de la ceinture et la méthode du T : la larve rassemble un tas de matériaux et se renverse sur ce dernier (ou rampe dessous). A l'aide de ses pattes, elle attire ensuite les deux extrémités du tas et les réunit devant elle par de la soie.

— La méthode du creusement : la larve creuse le sable et y enfonce verticalement la tête et le thorax. Elle construit alors un anneau autour de son thorax. Hanna a constaté, en outre, que certaines espèces n'utilisent qu'une seule méthode de construction, tandis que d'autres sont capables d'en employer trois ou quatre.

Personnellement (Denis, 1965) nous avons repris l'étude de cette question chez *Limnophilus lunatus*. Nous avons pu distinguer trois principaux types morphologiques pour les « *fondations du fourreau* ». Nous avons défini chaque type de la manière suivante :

— La ceinture abdominale : formation annulaire édifiée autour du premier segment de l'abdomen et constituée d'éléments de petite taille.

— La galerie : formation creusée dans une masse d'éléments de petite taille, et délimitant un espace dont les dimensions correspondent sensiblement à celles du corps de la larve.

— L'abri-grossier : formation édifiée à l'aide d'éléments de grande taille et délimitant un espace dont les dimensions sont notablement supérieures à celles du corps de la larve.

La ceinture abdominale est en contact avec une région précise du corps (le premier segment abdominal). La galerie est en contact étroit avec la majeure partie, ou la totalité, du corps. L'abri-grossier n'a que des contacts lâches et variables d'un cas à l'autre avec le corps de l'occupant.

Nous avons constaté que les larves pouvaient procéder de différentes manières pour construire chaque type de fondations. Et nous avons pu établir certaines analogies entre plusieurs de ces procédés et ceux qui ont été décrits chez d'autres espèces. De plus, certains procédés utilisés par les larves de *Limnophilus lunatus* ont, entre eux, des points communs. La partie essentielle de nos résultats est consignée dans le tableau I, ci-dessous.

TYPE DE FONDATIONS du fourreau	METHODES DE CONSTRUCTION de *L. lunatus* (comparaison avec d'autres espèces)	GROUPEMENTS possibles des types de mouvements
Type ceinture abdominale	par déplacement dorsoventral du cordon	analogie de certains mouvements
	par déplacement ventrodorsal du cordon (comparable au procédé décrit par CARASSO et MAILLET)	
Formation préliminaire possible d'un tas	par renversement de l'animal sur le cordon (analogie avec les méthodes de la ceinture et du T de HANNA)	
	à la suite d'une culbute de l'animal par-dessus le cordon	analogie de certains mouvements
	enfouissement à la suite d'une culbute de l'animal (comparable au procédé décrit par DEMBOWSKI)	
Type galerie	enfouissement direct de l'animal sous une pierre	le point de départ est comparable
	à partir de deux plans parallèles (analogie avec la méthode du tunnel de HANNA)	
Type abri grossier	à partir de cailloux épars (à rapprocher de la description de PICTET et des méthodes de la plaque dorsale, de la plaque ventrale et du carré de HANNA)	

TABLEAU I. — Les différentes méthodes de construction des fondations du fourreau de *Limnophilus lunatus*.

Quel que soit le mécanisme initial, de nombreux auteurs font état d'une plus ou moins longue période précédant le début de la reconstruction du fourreau, et au cours de laquelle les animaux présentent en général une intense activité locomotrice. Nous avons constaté, à ce sujet, que les larves de *Limnophilus lunatus* pou-

vaient interrompre à plusieurs reprises leurs déplacements, donner l'impression de commencer à construire, mais abandonner assez rapidement leur travail.

B. — LA RECONSTRUCTION DU FOURREAU PROPREMENT DIT.

Les travaux relatifs à la reconstruction du fourreau proprement dit sont eux aussi fort nombreux, mais la plupart d'entre eux sont fragmentaires. En s'appuyant à la fois sur ses propres recherches et sur celles de ses prédécesseurs, Gorter (1931) fournit certaines données concernant la morphologie, la structure et l'édification du fourreau reconstruit.

1) Le fourreau reconstruit : ses différentes parties.

On a coutume d'opposer le fourreau provisoire au fourreau définitif par le fait que le premier a une structure grossière tandis que le second à une structure régulière. Mais on sait que le fourreau provisoire est formé de plusieurs parties plus ou moins différentes les unes des autres. Les parties édifiées en premier peuvent être constituées de divers matériaux. La diversité de ceux-ci dont l'amplitude varie selon les espèces, tient aussi bien à la taille, qu'à la forme et qu'à la nature des éléments utilisés. Ces éléments sont disposés de façon quelconque et fixés très sommairement les uns aux autres. Les autres parties du fourreau provisoire sont encore grossières mais leur structure s'affine peu à peu. En effet, la taille et dans certains cas la forme des éléments se régularisent, tandis que chez de nombreuses espèces le choix de la nature du matériau apparaît. Enfin, la disposition des éléments sur le fourreau s'ordonne peu à peu et leur fixation devient de plus en plus étroite. En même temps, la forme du fourreau définitif commence à se dessiner. Ainsi, le fourreau définitif et spécifique, caractérisé par sa régularité morphologique et structurale, apparaît peu à peu à la suite du fourreau provisoire.

La plupart des auteurs se sont bornés à donner, du fourreau reconstruit, un schéma général. Cependant, la forme et la structure des différentes parties du fourreau reconstruit ont été précisées dans le cas de *Triaenodes conspersa* par Maillet et Carasso (1952) et dans celui de *Setodes* par les mêmes auteurs (1954).

La larve de *Triaenodes conspersa* reconstruit, à la suite de la ceinture abdominale, trois segments.

— Un premier segment de fourreau est constitué de fins grains de sable et de débris végétaux. Ce segment a une structure grossière, surtout dans sa partie postérieure. Sa longueur atteint sensiblement celle de l'abdomen de l'animal.

— Un deuxième segment est constitué d'éléments végétaux mous et présentant une large surface (fragments de tiges de *Riccia*, de feuilles décomposées de *Lemna*, d'écorce de *Myriophille*). Les éléments ont tous la même longueur et sont disposés selon deux ou trois tours de spire. La structure est assez hétérogène dans la partie postérieure du segment mais devient de plus en plus homogène, la disparité des premiers éléments diminuant peu à peu.

L'ensemble des deux premiers segments a une longueur légèrement supérieure à celle du corps de l'animal. Le fourreau est alors tronqué par l'élimination de sa partie postérieure.

— Un troisième segment est constitué de tiges rigides et de faible diamètre (racines de *Lemna*, petites Conferves). Les éléments ont toujours la même longueur et sont disposés selon une spirale régulière (quatre tours ou quatre tours et demi de spire). A chaque fois qu'un tour de spire est construit, le fourreau est raccourci d'une longueur égale à celui-ci par élimination de la région postérieure. Ce processus conduit, en se répétant, au rejet des deux premiers segments du fourreau.

Dans le cas de *Setodes*, Carasso et Maillet distinguent seulement un fourreau provisoire et un fourreau définitif. Le fourreau provisoire est constitué au début de particules végétales agglomérées par de la soie ; mais ensuite, la densité des premières diminue de plus en plus tandis que l'importance quantitative de la seconde ne fait que croître. Le fourreau définitif est constitué en totalité par de la soie.

Dans de nombreux travaux, il est fait une place importante à l'étude du matériau de construction. Les recherches ayant trait à ce sujet ont essentiellement pour but de déterminer les critères utilisés par les animaux pour sélectionner les éléments de construction. De l'ensemble des travaux (*), il ressort essentiellement que certaines espèces exigent des éléments définis, tandis que d'autres sont capables d'utiliser différents matériaux pour reconstruire leur fourreau. Ces dernières, toutefois, montrent une nette préférence pour quelques-uns des types de matériaux parmi tous ceux qu'elles sont susceptibles d'employer. Uhlmann (1924) qualifie de « pluripotentes », les espèces capables d'utiliser plusieurs matériaux ; il leur oppose les espèces « unipotentes » qui opèrent un choix rigoureux des éléments de construction. Toujours selon cet auteur,

(*) Il convient surtout de citer Bierens de Haan (1922), Uhlmann (1924), Gorter (1931), Dembowski (1933), Moretti (1933), Fankhauser et Reick (1935).

les espèces pluripotentes deviendraient unipotentes en vieillissant. Reprenant les conceptions de Uhlmann, Moretti (1933) considère que les espèces pluripotentes sont primitives et que les espèces unipotentes sont évoluées.

2) Le comportement constructeur.

Dans son analyse bibliographique, Gorter (1931) retient deux points importants au sujet du comportement de l'animal pendant la reconstruction du fourreau. Cet auteur souligne en premier lieu la rapidité avec laquelle la larve rebâtit la première partie du fourreau provisoire puis le ralentissement ultérieur, de plus en plus marqué du rythme de reconstruction. Gorter insiste en second lieu sur le fait que le travail de l'animal apparaît particulièrement simple et imprécis au début de la reconstruction et devient ensuite de plus en plus complexe et précis.

Dès 1901, Ostwald rendait compte du second point en considérant que le fourreau provisoire résultait de la manifestation d'un instinct plus primitif que celui qui conduisait à la réalisation du fourreau spécifique. Par contre, Bierens de Haan (1922), ayant surtout retenu le premier point, suggéra l'hypothèse de l'existence d'un « instinct de couverture » commun à toutes les espèces et d'un « instinct de construction », proprement dit, particulier à chacune d'elles. Mais Uhlmann (1924) cherche à expliquer la présence des segments successifs du fourreau et distingue trois types de manifestations de l'instinct de reconstruction : « préconstruction », « construction » et « construction ordonnée ».

Les données relatives au comportement constructeur d'espèces bien déterminées sont souvent très fragmentaires. La première description détaillée est fournie par Dembowski (1933) pour *Molanna angustata* (espèce qui édifie son fourreau à l'aide de grains de sable). L'auteur distingue trois phases successives dans le travail que l'animal effectue vis-à-vis de chaque élément.

— *Le choix des petits grains* (die Korschenwahl) : la partie antérieure du corps de la larve sort à l'avant du fourreau, les deux premières paires de pattes fouillent le sol et « choisissent » un grain.

— *L'essai* (das Anprobieren) : chaque grain est essayé de plusieurs façons et à plusieurs endroits, jusqu'à trouver celui qui « convient le mieux ».

— *La consolidation* (die Befestigung) : le grain mis en place est fixé par de la soie grâce à des mouvements latéraux de va-et-vient de la tête.

Maillet et Carasso (1952 et 1954) fournissent également une description détaillée du comportement constructeur pour *Triaenodes*

conspersa et *Setodes*. Présentant les différents actes répétés que l'animal accomplit lorsqu'il rebâtit les parties successives du fourreau, les auteurs nous font entrevoir comment le comportement constructeur définitif apparaît peu à peu.

C. — L'ELIMINATION DU FOURREAU PROVISOIRE.

Le fourreau provisoire est éliminé par portions successives, au fur et à mesure de la croissance du fourreau définitif. Lorsque la longueur de l'édifice dépasse légèrement celle du corps de l'animal, celui-ci effectue un tête-à-queue à l'intérieur de son fourreau et élimine la portion construite en premier. Ensuite, par un nouveau tête-à-queue, la larve reprend sa position habituelle dans le fourreau. Le comportement de l'animal, lorsqu'il effectue un tête-à-queue et découpe une section circulaire au niveau de la région postérieure du fourreau, a été parfaitement décrit par Dembowski (1933). Nous avons personnellement remarqué (Denis, 1965) que les larves de plusieurs espèces fixent par quelques fils de soie l'extrémité antérieure de leur fourreau à un support avant d'effectuer leur tête-à-queue.

D. — LA FORMATION DU REVETEMENT SOYEUX SUR LA FACE INTERNE DE LA PAROI DU FOURREAU.

Le tissage du revêtement soyeux interne a été mentionné par la plupart des auteurs. Certains estiment que ce revêtement est déposé lors de la construction, pendant l'assemblage des éléments externes du fourreau. D'autres signalent brièvement le renforcement du tube soyeux interne par de nouvelles périodes de filage après la construction d'un fourreau extérieurement définitif. Nous avons personnellement (Denis, 1965) observé ces périodes de filage chez plusieurs espèces (*), et non seulement pendant la reconstruction du fourreau mais aussi au cours du cycle larvaire normal. Les périodes de dépôt du revêtement interne apparaissent relativement indépendantes de l'activité de construction. Pour la plupart de ces espèces, les périodes de filage étaient généralement précédées par la fixation de l'extrémité antérieure du fourreau à un support. Pendant que la larve pose des fils de soie contre la face interne de la paroi, sa tête est constamment animée de mouvements de balancement de droite à gauche et de gauche à droite ; en même temps, son corps présente des mouvements alternatifs de redressement et d'incurvation de faible ou de forte amplitude (la hauteur de la zone intéressée par le dépôt de soie dépend essentiellement de l'amplitude des mouvements du dernier type). Nous avons établi un rapproche-

(*) En particulier chez *Leptocerus interruptus*, où elles se déroulent d'une manière très précise.

ment entre ces mouvements de la tête et du corps et ceux de la chenille de *Platysamia cecropia* (Swing-swing et stretch-bend) étudiés par Williams et Van der Kloot (1953).

III. — LES PROBLEMES POSES PAR LA CONSTRUCTION DU FOURREAU

Nous avons indiqué plus haut que dans le cas naturel le fourreau était construit par la larvule peu de temps après que celle-ci ait quitté la ponte. Différents auteurs rapportent ce fait, notamment Réaumur (1737), Wesenberg-Lund (1910 et 1911), Murphy (1919), Lloyd (1921), Dembowski (1933), Hanna (1961). Tous font état d'une ressemblance entre le fourreau provisoire et le fourreau que la larvule construit en tout premier lieu. Mais nous n'avons pas trouvé, dans les ouvrages consultés, de renseignements précis concernant la morphologie et la construction du premier fourreau sauf pour le seul cas d'*Enoïcyla pusilla* où Rathjen (1939), puis Kelner-Pillault (1960) ont observé la formation initiale d'une ceinture autour du corps.

Nous pourrions donc penser que les problèmes qui sont liés à la construction naturelle du fourreau sont encore à déterminer. Cependant ces problèmes sont certainement comparables à ceux que pose la reconstruction et que nous allons préciser.

— Les auteurs, qui nous ont précédé, considéraient que les animaux expulsés de leur fourreau se mettaient à construire afin de rétablir les conditions dans lesquelles ils se trouvaient avant l'expérimentation. Cette conception était renforcée par le fait que les larves travaillaient rapidement pour reconstruire les premières parties de leur fourreau. Mais alors, nous ne comprenons pas pourquoi la plupart des animaux tardent tant à commencer à reconstruire. Par ailleurs, la conception des auteurs ne peut pas être retenue dans le cas de la larvule qui vient de quitter la ponte car cet animal ne s'est encore jamais trouvé en présence d'un fourreau (*).

— Nous possédons de nombreux renseignements au sujet de la reconstruction des fondations du fourreau. Les données dont beaucoup sont fragmentaires semblent montrer qu'il existe, d'une espèce à une autre, des différences parfois importantes dans la façon de construire. Ces différences, toutefois, restent à préciser.

Mais en outre, en ce qui concerne des espèces telles que *Limnophilus lunatus* qui peuvent employer de nombreuses méthodes pour

(*) Pour le cas très particulier d'*Enoïcyla pusilla* qui vit dans l'humus, Kelner-Pillault (1960) interprète la construction naturelle du fourreau comme une réaction à la dessiccation. Mais cet auteur remarque toutefois qu'une forte humidité est nuisible aux animaux. De toute manière, une telle hypothèse ne peut pas être retenue pour les autres espèces puisqu'elles sont toutes aquatiques.

construire la partie initiale de leur fourreau, nous ne savons pas pourquoi les animaux édifient tel type de fondations plutôt que tel autre et procèdent, pour cela, de telle façon plutôt que de telle autre. L'âge des animaux, les conditions du milieu extérieur sont-ils autant de facteurs responsables de la multiplicité des comportements ?

— Les animaux présentent en général une plus ou moins longue période d'activité locomotrice avant d'entreprendre la reconstruction de leur fourreau. Nous avons signalé de plus que de nombreuses larves de *Limnophilus lunatus* qui commencent à reconstruire abandonnent plusieurs fois leur travail avant de le mener à bien. Pour plusieurs auteurs, le fait d'expulser les animaux de leur fourreau provoque, chez ces derniers, une perturbation momentanée qui explique leurs déplacements désordonnés. Cette explication paraît plausible. Mais ensuite, interviendrait en plus une activité de « quête des matériaux » selon certains auteurs, ou de « recherche d'un endroit approprié » selon d'autres. En fait, les véritables causes de l'existence d'une période d'activité locomotrice précédant la reconstruction du fourreau restent à déterminer.

— Les différences fondamentales qui existent entre le fourreau provisoire et le fourreau définitif sont maintenant nettement établies. Mais les interprétations qui ont été proposées, pour expliquer la réalisation des deux fourreaux successifs, ne nous paraissent pas satisfaisantes. En effet, l'existence, qui a été suggérée, de deux ou trois instincts rend compte d'une manière trop approximative de la construction des différentes parties du fourreau et surtout n'explique pas les modifications successives du comportement de l'animal.

— Au sujet même du comportement constructeur, nous savons à présent qu'il devient de plus en plus complexe au fur et à mesure de la réalisation du fourreau. Mais nous ne possédons pas encore de renseignements suffisamment précis pour pouvoir établir une comparaison entre les différents aspects de ce comportement et, par là, déterminer peut-être les facteurs responsables de ses modifications successives.

— Aux différentes étapes de la construction de son fourreau, l'animal répète une suite d'opérations qui paraissent assez simples au début et qui deviennent ensuite de plus en plus complexes. Mais le but essentiel de ces opérations est à chaque fois de prélever un élément, de le disposer sur la construction et de l'y fixer à l'aide de quelques fils de soie. Le déterminisme même de ces opérations successives pose un problème important qui semble bien ne pas avoir été soulevé.

— L'apparition d'un choix du matériau est d'une grande importance dans la reconstruction du fourreau. Mais nous ignorons

totalement les raisons pour lesquelles ce choix intervient tardivement au cours du processus de reconstruction.

— Nous ne savons pas non plus pourquoi l'animal tisse un feutrage de soie sur la face interne de la paroi de son fourreau.

— Enfin, il ne semble pas que l'on se soit préoccupé de savoir comment les animaux déterminaient les dimensions de leur fourreau. Pourtant cette question est importante car elle est étroitement liée au problème de la régulation de la taille du fourreau au cours de la vie larvaire des Trichoptères.

IV. — ORIENTATION DES RECHERCHES PERSONNELLES

De notre analyse bibliographique, nous retiendrons trois points principaux qui ont été déterminants pour fixer la voie de nos recherches.

— 1° *La quasi totalité des travaux décrivant la construction du fourreau des Trichoptères concerne en réalité des phénomènes de reconstruction.* Aussi proches que puissent être les processus de construction et ceux de reconstruction, une analogie complète ne peut être acceptée a priori et l'étude de la construction proprement dite du fourreau reste à faire.

— 2° *La variété des comportements décrits pour diverses espèces de larves éruciformes ; diversité double inter et intraspécifique.* Les larves d'espèces différentes reconstruisent des fourreaux différents. Les larves d'une même espèce peuvent utiliser des méthodes et des matériaux variés. Une étude pour être acceptable doit tenir compte à la fois de ces différences spécifiques et individuelles.

— 3° *La multiplicité et la complexité des phases de comportement qui interviennent dans les processus de reconstruction* pratiquement seuls étudiés jusqu'à présent. Plus que les phases du comportement, les auteurs ont étudié le résultat du travail des larves, c'est-à-dire le type des fondations ou les structures successives du fourreau ou encore les éléments positifs de l'activité des animaux : choix, mise en place, fixation d'un élément. L'analyse de ces actes successifs n'a pas été faite.

A la suite d'études comparées des processus de reconstruction puis de construction du fourreau chez diverses espèces de Trichoptères, nous avons choisi de présenter une analyse détaillée limitée à une seule espèce *Molanna angustata* Curt. Nous décrirons donc le comportement constructeur de *Molanna*, en nous plaçant dans les conditions de l'édification naturelle du fourreau.

Bien qu'une somme importante d'observations personnelles nous ait fourni des renseignements détaillés sur la construction du fourreau par la larvule, nous ne parvenions pas à réaliser une analyse satisfaisante du comportement constructeur de l'animal. C'est alors qu'en étendant peu à peu le champ de nos investigations à toute la période initiale de la vie de la larvule, nous avons pu atteindre le but recherché. Le lecteur pourra être surpris de constater que la première partie de notre exposé est consacrée à la description des comportements de l'animal dans l'œuf et dans la ponte ; mais il s'apercevra ultérieurement que cette étude était nécessaire à la compréhension totale du comportement constructeur.

Si nous avons uniquement axé nos descriptions sur l'étude d'une espèce, nous avons également tenu compte de nombreuses observations comparatives sur d'autres espèces de Trichoptères dans le but d'essayer de généraliser les problèmes que pose la construction du fourreau dans cet ordre d'Insectes.

MATERIEL ET METHODE

Récoltes et milieu

Les pontes (ou masses ovigères) de *Molanna angustata* Curtis (Molannidés) ont toutes été récoltées dans l'Illet (ruisseau des environs de Rennes) au lieu-dit Chêne-Noblet (situé sur la route reliant les localités de Chevaigné et Saint-Sulpice-la-Forêt (*). La profondeur de l'eau, en cet endroit, atteint vingt à trente centimètres près des berges et souvent plus d'un mètre au milieu du ruisseau. Le courant d'eau est extrêmement lent, ce qui favorise l'accumulation de matériaux divers. Le lit du ruisseau est, en effet, constitué par une couche de sable fin et de petites particules végétales détritiques, souvent agglomérées entre elles par paquets. Çà et là, quelques cailloux, ou quelques organes végétaux affleurent. Des roseaux (*Phragmites communis*) croissent le long des berges.

Les pontes de *Molanna angustata*, que nous avons récoltées, reposaient, le plus souvent, sur le lit du ruisseau, près des berges ; quelques-unes toutefois étaient accrochées aux racines des roseaux baignant directement dans l'eau.

Au laboratoire, les pontes ont été placées dans des aquariums, et sous cinq centimètres d'eau environ (l'eau provenait du ruisseau). Ces pontes reposaient sur une couche de sable et de fins détritus, parsemée de cailloux et de fragments d'organes végétaux. Tous les

(*) Chaque année, les pontes étaient presque toutes récoltées au mois de juin ; quelques-unes, toutefois, ont été trouvées en juillet.

éléments de ce substrat ont été prélevés dans le ruisseau, au lieu même de la récolte et immergés dans les aquariums au fond desquels ils se sont déposés par ordre de gravité. Le substrat, dont l'épaisseur atteignait un demi-centimètre au maximum, reproduisait le milieu naturel : il comprenait une faible couche de particules végétales en surface, puis, directement au-dessous, un mélange des mêmes particules et de sable fin ; il renfermait surtout du sable grossier en profondeur. En quelques endroits, toutefois, le sable grossier affleurait.

La température de l'eau, dans les aquariums, variait entre 18 et 20° centigrades (ces chiffres sont comparables à ceux que nous avons pu relever au lieu de la récolte).

Les aquariums ont toujours été placés de manière à ne recevoir qu'indirectement la lumière du jour ; ceci afin de tenir compte du fait que, dans la nature, les pontes reposent près du bord du ruisseau et se trouvent souvent dans des zones ombragées.

L'oxygénation de l'eau était assurée par de petites pompes du type Bel-Bul.

Techniques d'observation

Pour la majorité de nos observations, les animaux ont été placés dans le milieu que nous venons de définir, et où nous nous sommes efforcés de recréer des conditions aussi proches que possible de celles que les larves trouvent dans leur ruisseau d'origine. Quand nous ferons allusion, dans notre exposé, au présent milieu, nous le désignerons comme étant le milieu aquatique naturel des animaux. Pour certaines observations, nous avons utilisé des milieux expérimentalement modifiés.

Etant donné les multiples variations individuelles et la grande vélocité des larves pendant qu'elles construisent, l'analyse complète de leur comportement, dans tous les cas, a nécessité l'observation d'un nombre considérable d'animaux. Les individus provenaient en majorité d'une cinquantaine de pontes dont chacune contenait de 300 à 350 œufs environ.

Nos recherches ont essentiellement consisté en un très long travail d'observation entièrement effectué à l'aide d'une loupe binoculaire. Afin de ne jamais déranger les animaux, nous avons utilisé, pour la loupe binoculaire, un support léger en forme de pont qui nous permettait d'amener aisément l'instrument d'optique au-dessus de n'importe quel aquarium.

Certains des résultats obtenus par l'observation directe ont été complétés par des enregistrements cinématographiques.

PREMIERE PARTIE

ETUDE DU COMPORTEMENT DE L'ANIMAL DANS L'ŒUF ET DANS LA PONTE.

I. — DONNEES SOMMAIRES SUR L'EMBRYOGENESE ET SUR LES PREMIERES ETAPES DE LA VIE DE MOLANNA ANGUSTATA

Les pontes de *Molanna angustata* sont grossièrement sphériques ; leur diamètre atteint douze à quinze millimètres. Elles comportent une substance mucilagineuse qui gonfle au contact de l'eau et qui devient alors peu consistante et très transparente. Sur la périphérie de la ponte, le mucilage durcit légèrement, formant une mince pellicule qui brunit peu à peu. Ce mucilage est une substance fortement adhésive ; aussi des particules détritiques et des grains de sable viennent-ils s'engluer sur la surface, formant une gaine plus ou moins épaisse et opaque (toutefois, les pontes qui sont accrochées aux plantes de la berge demeurent en général transparentes).

Chaque ponte est formée de plusieurs cordons de substance mucilagineuse étroitement accolés et enroulés en spirale (selon cinq ou six tours de spire divergents). Dans l'axe de chaque cordon, on observe une rangée d'œufs régulièrement espacés.

Les œufs ont une forme ellipsoïdale ; ils mesurent 0,50 x 0,42 millimètres. Ils ont initialement une teinte verte uniforme qu'ils doivent aux granules vitellins. Ils prennent, par la suite, une teinte blanchâtre sur leur périphérie, en raison du développement des différents tissus embryonnaires.

Voici comment se succèdent les principales étapes de l'embryogenèse et les premières étapes de la vie larvaire de *Molanna angustata* (*).

PREMIERE JOURNEE (**) (première période de vingt-quatre heures) : formation complète du blastoderme.

DEUXIEME JOURNEE : formation complète de la bandelette embryonnaire.

TROISIEME ET QUATRIEME JOURNEES : segmentation de la bandelette embryonnaire et apparition des ébauches des appen-

---

(*) L'étude du développement embryonnaire des Trichoptères a déjà fait l'objet de travaux anciens excellents : Zaddach (1854), Patten (1884). Nous ne reprendrons donc pas cette étude et nous nous bornerons à indiquer la durée des principales étapes de l'organogenèse.

(**) Les pontes ayant été récoltées dans la nature, nous ne pouvons pas préciser le moment où commence le développement des œufs. Toutefois, l'apparition des premières masses ovigères coïncidant sensiblement avec celle des premiers adultes et le développement des œufs débutant sans délai, nous pensons que l'embryogenèse commence sans délai après l'oviposition.

dices. Celles des pièces buccales et des pattes se développent rapidement ; celles des appendices anaux ou pygopodes demeurent rudimentaires. Le corps de l'embryon est enroulé autour du vitellus, sa face ventrale contre le chorion.

CINQUIEME JOURNEE : retournement complet du corps de l'embryon. Cet important mouvement de blastocinèse provoque la rupture des annexes embryonnaires (séreuse et amnios) dont les vestiges forment l'organe dorsal. Pendant ce temps, la croissance embryonnaire est intense. C'est au cours de cette période, que la partie dorsale du corps se constitue (ce qui reste du vitellus se trouve alors inclus dans l'intestin). Lorsque le retournement de l'embryon est achevé, la face dorsale de son corps est au contact du chorion. La pigmentation des yeux (stemmates) commence maintenant à apparaître.

SIXIEME JOURNEE : interruption momentanée de la croissance embryonnaire pendant une douzaine d'heures environ. Puis la croissance embryonnaire reprend, et la partie postérieure de l'abdomen achève son développement ; notamment, les appendices anaux s'organisent. La pigmentation des yeux s'accentue.

SEPTIEME JOURNEE : apparition et développement des mouvements de l'animal.

L'éclosion se produit vers la fin du septième jour.

Les animaux demeurent 24 heures environ au sein du mucilage de la ponte et présentent diverses phases d'activité.

Les animaux quittent la ponte vers la fin de la huitième journée et construisent en général leur fourreau très peu de temps après avoir pris contact avec le milieu aquatique.

Les animaux d'une même ponte effectuent tous, ou presque tous, leur développement d'une manière à peu près synchrone, et leurs éclosions s'échelonnent sur un laps de temps de cinq à six heures. Nous remarquons toutefois que le développement des œufs situés sur la périphérie de la ponte présente toujours une légère avance par rapport à celui des œufs qui sont placés en profondeur. Ce décalage est, en partie au moins, responsable de l'échelonnement des éclosions, car les premières d'entre elles intéressent toujours les animaux situés sur la périphérie.

Les larvules quittent toutes leur ponte au cours d'un laps de temps de cinq à six heures environ. Ce nouvel échelonnement, comparable au précédent, résulte certainement, en partie, du décalage qui se produit dans le développement des différents individus de la ponte. Toutefois nous ne pouvons ici que formuler une hypothèse. En effet, les animaux se déplacent fréquemment pendant leur séjour dans la ponte et le repérage rigoureux de leurs positions relatives pendant cette période est impossible.

Dans de nombreuses pontes cependant, quelques animaux (10 à 20 % des individus) ont un développement dont la durée est sensiblement supérieure à celle que nous avons précédemment indiquée. Les œufs de ces animaux occupent presque tous la partie centrale de la ponte. Leur développement commence sensiblement en même temps que celui de tous les autres, mais il accuse rapidement un retard qui s'accentue constamment. Ce retard, de plus, est différent d'un œuf à un autre. Il en résulte que les éclosions de ces animaux s'échelonnent sur une période de près d'un jour et que les prises de contact avec le milieu aquatique de tous les individus d'une même ponte se répartissent dans un laps de temps d'un jour et demi à deux jours. Ces animaux, enfin, ne commencent à construire leur fourreau qu'assez longtemps après avoir quitté leur ponte.

DISCUSSION.

Ce rapide aperçu de l'embryogenèse et des premières étapes de la vie des larvules fait apparaître une certaine diversité parmi les individus d'une même ponte comme parmi ceux de pontes différentes.

Il semble que la position de l'œuf dans la masse ovigère soit susceptible d'influencer le développement de l'animal. Mais il s'avère également qu'en divers points de la ponte, des œufs sont voués, soit à avorter, soit à fournir des individus dont le développement est anormalement long et dont le comportement, dans le milieu aquatique, est plus ou moins différent de celui de la majorité des animaux. Dans des conditions correctes, le nombre des larvules qui se libèrent du mucilage correspond à 85, 90 ou même 100 % du nombre des œufs.

II. — LE COMPORTEMENT DE L'ANIMAL DANS L'ŒUF

Nous avons indiqué plus haut que l'animal présentait des manifestations motrices au cours de la septième journée de sa vie embryonnaire. C'est donc dans le cadre de cette période que se situe le début de notre étude du comportement de l'animal.

A ce moment, l'animal a pratiquement achevé son développement embryonnaire. Son corps est enroulé ventralement sur lui-même et occupe la presque totalité du volume interne de l'œuf (fig. 1, p. 27). L'extrémité de l'abdomen se trouve placée à droite de la tête. Les segments du corps apparaissent turgescents : leurs contours sont arrondis et leurs membranes articulaires sont dévaginées. Les pièces buccales semblent projetées en avant et sont partiellement écartées

les unes des autres ; les appendices anaux sont, eux aussi, écartés l'un de l'autre. Les pattes sont également turgescentes et placées de la manière suivante : coxa perpendiculaires aux sternites, fémurs fléchis sur les coxa, tibias fléchis sur les fémurs, tarses en prolongement des tibias. Le *ruptor ovi* (*), en forme de coupe renversée et

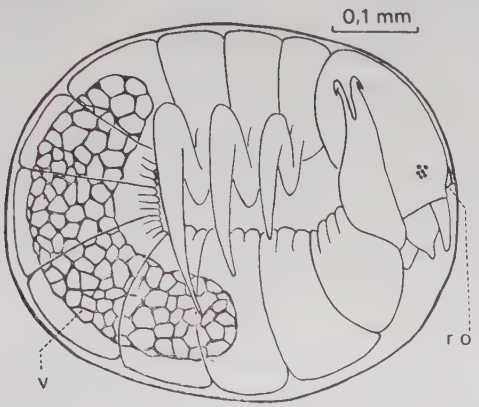


Fig. 1. — *Larvule de Molanna angustata prête à éclore. r o : ruptor ovi ; v : vitellus.*

portant sur son sommet une pointe aiguë, est situé en position médiane sur le clypeus, un peu au-dessus de la zone d'insertion du labre. En dehors des yeux (qui ont déjà une teinte très sombre) et du ruptor ovi, le tégument est totalement dépourvu de pigmentation et de rigidité — Le véritable tégument de la future larvule, celui qui porte notamment les organes sensoriels, se trouve placé sous une première exuvie qui est entièrement lisse et qui ne porte que le ruptor ovi. (C'est du moins ainsi que Patten interprète cette première enveloppe que l'animal rejette lorsqu'il éclôt). — Le tube digestif contient encore une certaine quantité de vitellus.

Pendant les 24 ou 25 heures qui précèdent l'éclosion, on voit l'animal se mouvoir de temps à autre à l'intérieur de l'œuf. Au début, ses manifestations motrices sont très discrètes et extrêmement rares ; mais, par la suite, elles gagnent en ampleur et en fréquence.

Les premiers mouvements, que nous avons pu distinguer, se sont traduits par de faibles modifications posturales momentanées du corps. Nous avons remarqué :

— de légers redressements obliques de la tête vers la droite ou vers la gauche, suivis du retour à la position de repos ;

(*) Cet organe a déjà été décrit chez les Trichoptères par Zaddach et par Patten.

— de légers redressements également obliques de l'abdomen vers la droite ou vers la gauche, suivis eux aussi du retour à la position de repos.

Ces mouvements, qui ont une très faible amplitude, sont extrêmement lents : ils paraissent se développer en deux secondes environ (toutefois, étant donné la lenteur des déplacements, il est très difficile de déterminer avec précision le moment où un mouvement commence et celui où il s'arrête).

La fréquence de ces mouvements est très variable. En effet, trois, quatre ou cinq mouvements peuvent se succéder dans un laps de temps de quelque 5 à 10 minutes ; mais par contre l'animal présente de plus ou moins longues périodes d'immobilité (plusieurs minutes à plus d'une heure).

Au cours des heures successives, l'amplitude des mouvements augmente peu à peu, ainsi que la vitesse des déplacements qu'ils provoquent.

REMARQUE : les premières modifications posturales du corps sont extrêmement limitées et ceci paraît dû à la faiblesse des contractions musculaires. Par la suite, la puissance des contractions musculaires augmente de plus en plus. Cependant, les modifications posturales demeurent très limitées ; mais ceci tient alors au fait que l'animal est emprisonné par le chorion et que son corps, enroulé sur lui-même, occupe la presque totalité du volume interne de l'œuf. Ne pouvant donc plus suivre complètement les déplacements du corps qui devraient résulter des mouvements, nous avons été amenés à définir ces derniers en tenant compte des ondes de contraction musculaire qui les provoquent et qui deviennent bien visibles.

Quand nous avons décrit les premiers mouvements, nous avons indiqué qu'après chacun d'eux le corps de l'animal reprenait sa position de repos. Nous n'avons pas pu préciser, dans ce cas, si le retour à la position de repos était simplement dû au relâchement musculaire, ou s'il résultait d'un véritable mouvement. Quoi qu'il en soit, nous constatons par la suite que, lorsqu'un mouvement se produit, il est suivi dans bien des cas par un mouvement antagoniste immédiat ou plus ou moins différé qui ramène le corps de l'animal à sa position de repos. Par ailleurs, le retour à la position de repos peut résulter du seul relâchement musculaire, dans le cas de mouvements de faible amplitude.

Nous avons vu que les premiers mouvements tendaient à redresser le corps de l'animal. Ultérieurement, certains mouvements agissent toujours dans le même sens, mais d'autres tendent au contraire à accentuer l'enroulement ventral du corps. Après ces derniers, le retour à la position de repos s'effectue donc par un mouvement d'extension du corps.

Dans le temps, l'activité de l'animal est très inégale. Les mouvements sont fréquents pendant des périodes courtes et rares au cours de périodes de plus ou moins longue durée. Nous nommerons les premières : *périodes de forte activité* et les secondes : *périodes de faible activité.* Les mouvements qui se produisent pendant les périodes de faible activité sont réduits, isolés et sans enchaînement appréciable ; ils ne présentent pas d'intérêt particulier et nous ne nous attarderons pas à les décrire. Nous insisterons par contre sur les mouvements qui se déroulent au cours des périodes de forte activité et sur la manière dont ils se succèdent.

Au début d'une période de forte activité, on observe en général des mouvements antagonistes peu amples. Ce sont :

— *un mouvement qui tend à redresser une région du corps* (quand cette région est le thorax, son déplacement est parfois accompagné du relèvement de la tête).

— *un mouvement qui tend à rétracter et à enrouler cette même région du corps.*

Mais ces mouvements vont se répéter trois ou quatre fois et en s'amplifiant. Nous constatons alors, d'une part que la région du corps qui se meut est plus importante et, d'autre part, que le second mouvement provoque bientôt l'enroulement serré du corps puisqu'il est suivi par un mouvement de redressement qui ramène le corps à sa position de repos. Les contractions musculaires gagnent alors l'ensemble du corps. L'augmentation progressive d'amplitude des mouvements de cette première série conduit à une modification de leur enchaînement et nous observerons maintenant une suite de quatre éléments :

— *un premier mouvement qui tend à provoquer l'extension et le redressement du corps.*

— *un second mouvement qui tend à provoquer une forte rétraction du corps,*

— *un troisième mouvement qui tend à accentuer l'enroulement ventral du corps.*

— *un quatrième mouvement assez faible, qui tend à nouveau à redresser le corps.* Le relâchement musculaire intervient alors et amortit ce dernier mouvement.

Ces quatre mouvements consécutifs peuvent se répéter 4, 5 et 6 fois, au cours d'une période de forte activité.

REMARQUE IMPORTANTE. — Précisons que ces contractions musculaires sont en général plus accentuées d'un côté du corps que de l'autre. Et les ondes de contraction se propagent alors de telle manière que le corps subit des torsions.

Ajoutons enfin que les différents appendices présentent de temps à autre de très faibles mouvements. Ces derniers peuvent se produire isolément, mais, dans la plupart des cas, ils accompagnent des mouvements du corps. Voici, à titre indicatif, quelques données concernant la durée des mouvements du corps et celle des temps de latence entre les mouvements. Les chiffres (*) suivants se rapportent à des mesures effectuées au cours des trois dernières heures qui précèdent l'éclosion.

Les périodes de forte activité, dont la durée varie irrégulièrement de 5 à 15 minutes environ, alternent avec des périodes de faible activité qui s'étendent de quelques minutes à plus d'une heure.

Pendant les périodes de forte activité, les temps de latence entre deux groupes de mouvements antagonistes varient entre 10 et 40 secondes. Au cours des périodes de faible àctivité, les mouvements se succèdent à des intervalles de 2 à 5 minutes ou plus.

Les deux mouvements antagonistes du début se déroulent en huit à dix secondes. La seconde série de quatre mouvements se déroule en 15 à 20 secondes.

DISCUSSION.

Des observations précédentes, nous retiendrons surtout l'établissement de mouvements consécutifs du corps, car ils constituent des éléments stables du comportement de l'animal dans l'œuf.

A ce sujet, nous tenons à faire remarquer l'existence des deux schémas d'antagonisme présentés par les deux stades d'exécution des mouvements consécutifs du corps. Dans le premier cas, l'antagonisme est simple : un mouvement d'extension alterne avec un mouvement de rétraction et d'incurvation du corps : dans le second cas, l'antagonisme est plus complexe, il fait intervenir quatre mouvements consécutifs. Mais il est important de constater le passage progressif du schéma simple au schéma complexe, par une amplification générale des mouvements au cours des répétitions caractérisant les périodes d'activité forte.

Selon nous, il n'existe qu'un seul type d'enchaînement des mouvements du corps : il est constitué par les quatre mouvements consécutifs que nous avons décrits. Mais l'intensité (donc la complexité) des mouvements ne s'établit que progressivement au cours de répétitions dans la série. Nous pensons, en effet, que le mouvement de

---

(*) Pour obtenir les données numériques suivantes, nous avons effectué des enregistrements cinématographiques pour lesquels nous avons dû éclairer assez fortement les animaux. Or, en présence d'une lumière intense, les mouvements sont généralement accélérés. Les chiffres que nous fournissons n'ont donc qu'un caractère approximatif.

rétraction et d'incurvation du corps dans le premier cas correspond à l'ensemble des mouvements de rétraction et d'incurvation dans le second cas. Quant au quatrième mouvement (le dernier mouvement de redressement du corps), s'il n'apparaît pas au début des périodes de forte activité, c'est sans doute parce qu'il est extrêmement réduit ; peu après il devient de plus en plus net.

En résumé, nous retiendrons les constatations suivantes, à propos du comportement de l'animal prêt à éclore.

— l'animal présente de temps à autre des manifestations motrices de courte durée et dont la fréquence est variable.

— Les manifestations motrices sont principalement constituées par l'exécution de mouvements antagonistes du corps. L'antagonisme est typiquement représenté par l'exécution de quatre mouvements consécutifs : extension — redressement ; rétraction ; enroulement ventral ; redressement.

Nous nommerons : *enchaînement fondamental*, la suite des quatre mouvements consécutifs du corps. Nous retrouverons ultérieurement cet enchaînement fondamental et nous montrerons qu'il constitue une composante importante de tous les comportements spécifiques de l'animal.

III. — LE COMPORTEMENT DE L'ANIMAL PENDANT L'ECLOSION

Le processus de l'éclosion comprend typiquement deux opérations successives : l'animal perce le chorion à l'aide de son ruptor ovi et le déchire ; il se libère ensuite entièrement du chorion et de la première exuvie.

Nous avons constaté que l'éclosion se produisait en général au cours d'une période de forte activité et se déroulait de la manière suivante :

PREMIERE OPERATION : La rupture du chorion (fig. 2 A, B, C, p. 32).

La rupture du chorion intervient au cours d'un mouvement qui tend à redresser la région antérieure du corps et la tête de l'animal. Par un tel mouvement, le ruptor ovi vient alors frapper et percer le chorion. Le mouvement en cours se poursuivant, la tête exerce une pression sur le chorion qui se déchire parallèlement à l'axe d'enroulement du corps de l'animal. La fente du chorion est ainsi perpendiculaire au plan sagittal de la tête qui se trouve immédiatement en grande partie dégagée. Mais le mouvement, antagoniste du précédent, fait reprendre à l'animal sa posture initiale. La partie soulevée du chorion reprend à peu près sa place primitive ; toutefois, le chorion apparaît plissé.

Pendant le mouvement qui a permis la rupture du chorion, il se produit vraisemblablement une déchirure de la première exuvie, mais ceci est extrêmement difficile à observer.

Des mouvements comparables à ceux qui viennent d'avoir lieu se répètent deux ou trois fois et ils vont en s'amplifiant. Les mouvements d'extension successifs dégagent donc de plus en plus le corps de l'animal du chorion ; mais à chaque fois, les mouvements antagonistes des précédents replacent le corps dans le chorion et lui font reprendre son enroulement spiral. Cependant, les contractions musculaires continuant à s'intensifier gagnent l'ensemble du corps. Alors, les quatre mouvements de l'enchaînement fondamental s'individualisent complètement.

DEUXIEME OPERATION : l'animal se libère de son chorion et de sa première exuvie (fig. 2 D, E, F, G, ci-dessous).

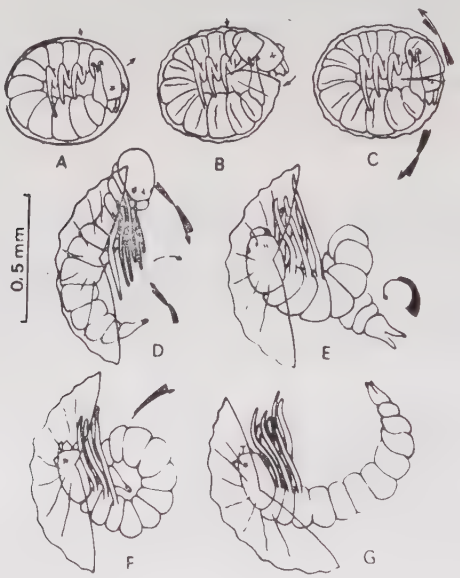


Fig. 2. — L'éclosion de la larvule.

Première opération : la rupture du chorion (A, B, C). La larvule se redresse légèrement et relève la tête (mouvement 1) ; le ruptor ovi vient alors frapper et percer le chorion qui se déchire (B). Puis, par un mouvement de rétraction et d'incurvation (mouvement 2-3), l'animal reprend sa posture initiale (C).

Deuxième opération : la larvule se dégage du chorion et de la première exuvie (D, E, F, G). Elle se redresse fortement (mouvement 1), ce qui agrandit la déchirure du chorion (D) ; ensuite son corps se reploie ventralement (mouvement 2) tout en pivotant, car le mouvement s'accompagne d'une torsion (E) ; puis l'abdomen s'enroule (mouvement 3) (F). Enfin, un nouveau mouvement de redressement (mouvement 4) déroule l'abdomen (G), ce qui tend à éloigner le chorion.

L'animal se dégage du chorion et de la première exuvie en exécutant les quatre mouvements de l'enchaînement fondamental.

Le *mouvement n°* 1 (extension) déroule fortement le corps de l'animal dont la partie moyenne s'écarte du chorion (la tête demeure généralement fléchie). Par ce mouvement, de plus, l'animal se tord sur lui-même. En même temps, les pattes, pratiquement inertes et engluées par le mucilage de la ponte, se trouvent passivement déployées devant la face ventrale du corps (fig. 2 D).

Le *mouvement n°* 2 (rétraction) provoque le reploiement ventral complet du corps et imprime à celui-ci une nouvelle torsion (dans le sens contraire de celle qui est produite pendant le premier mouvement). L'animal n'ayant aucun point d'appui fixe, la région moyenne de son corps décrit alors un arc de cercle, pivote vis-à-vis du chorion et s'en dégage. Le thorax et l'abdomen s'appliquent obliquement l'un contre l'autre, tandis que les pattes sont ramenées passivement de part et d'autre de la tête.

En raison du pivotement du corps, l'ensemble de la tête, des pattes et de l'extrémité de l'abdomen se trouve généralement coiffé par le chorion, à la fin du mouvement n° 2 (fig. 2 E).

Le *mouvement n°* 3 (incurvation) provoque l'enroulement ventral de l'abdomen qui vient se placer dans le plan de symétrie du corps et dont l'extrémité entre en contact avec la base des pattes (fig. 2 F).

Le *mouvement n°* 4 (extension) déroule lentement l'abdomen dont l'extrémité glisse au contact des pattes et contribue à éloigner le chorion. Ce mouvement est plus ou moins rapidement amorti, et, lorsqu'il s'achève, le corps de l'animal conserve une certaine incurvation sans toutefois reprendre la posture qu'il avait dans l'œuf (fig. 2 G).

Nous nommerons *séquence d'éclosion*, le comportement que l'animal présente maintenant, en exécutant un enchaînement fondamental dans lequel les quatre mouvements consécutifs sont parfaitement individualisés.

En général, l'animal ne se trouve totalement libéré de son chorion et de sa première exuvie qu'après trois ou quatre répétitions de cette séquence d'éclosion.

Mais ajoutons que cette même séquence réapparaît assez fréquemment pendant la première heure qui suit l'éclosion ; plus tard, elle se manifeste encore de temps à autre, tant que la larvule demeure dans la ponte.

REMARQUES.

a) Parallèlement aux mouvements du corps, il se produit parfois quelques mouvements discrets des pattes. Chaque coxa se trouve

alors alternativement amenée vers l'avant et l'arrière du corps ; la partie distale de chaque patte, quant à elle, suit passivement les déplacements qui lui sont imposés. Ces mouvements semblent plus ou moins décalés dans le temps d'une patte à une autre et peuvent se répéter deux ou trois fois consécutives. Par ces mouvements, l'animal donne l'impression de chercher à libérer ses pattes du chorion et de l'exuvie. Dans la suite de notre exposé, nous les appelerons : *mouvements de dégagement des pattes* (*mouvements Dp*).

b) Signalons également que des mouvements discrets des pièces buccales et des appendices anaux accompagnent parfois les mouvements du corps.

IV. — LE COMPORTEMENT DE L'ANIMAL DANS LA PONTE

Nous avons indiqué plus haut que l'animal ne gagnait le milieu aquatique qu'un jour environ après avoir éclos. Pendant cette période, la larvule subit des transformations morphologiques, présente des postures variées et montre certains comportements que nous allons étudier maintenant.

TRANSFORMATIONS MORPHOLOGIQUES.

La turgescence du corps de l'animal débarrassé du chorion apparaît encore plus nettement qu'auparavant, et en particulier au niveau des zones articulaires des segments et des appendices. Quand l'animal s'immobilise, son corps ne reprend pas la posture embryonnaire mais il conserve toutefois une certaine incurvation ventrale. Les pattes, souples et inertes, n'ont pas de posture propre (elles sont parfois pliées au niveau de l'un de leurs articles, ce qui prouve l'absence de rigidité de leur tégument). Les pattes étant engluées par le mucilage de la ponte, leur orientation par rapport au corps se modifie chaque fois que l'animal exécute un mouvement.

Pendant les deux premières heures qui suivent l'éclosion, le durcissement du tégument commence lentement et des modifications structurales se produisent. Ainsi, les segments du corps commencent à se télescoper, tandis que leur section devient elliptique (surtout au niveau de l'abdomen). Les pièces buccales apparaissent moins distendues et se rapprochent les unes des autres. Nous constatons le même phénomène au niveau des appendices anaux. Les articles des pattes se remodèlent : la coxa demeure massive mais présente des faces planes : le trochanter prend une forme en arc de cercle, le fémur et le tibia acquièrent un profil plus ou moins elliptique ; la griffe du tarse s'incurve légèrement, tandis que sa pointe s'affine au maximum.

La pigmentation générale du tégument commence à apparaître mais elle n'est bien visible qu'au niveau des mandibules, des crochets des appendices anaux et des griffes des tarses.

Au cours des heures suivantes, le remodelage du corps se poursuit dans le sens d'une accentuation des caractères morphologiques que nous venons d'indiquer. Nous n'exposerons pas tous les détails mais nous voulons apporter quelques précisions quant au résultat final des remaniements structuraux, 7 à 8 heures après l'éclosion. Le corps a légèrement diminué de longueur en raison de l'invagination des membranes articulaires. (Longueur du corps, 1,2 millimètre ; largeur de l'abdomen, 0,2 millimètre). Les segments abdominaux présentent un fort aplatissement dorso-ventral. Trois fortes protubérances sont apparues au niveau du premier segment abdominal : ce sont les trois mamelons caractéristiques des larves de Trichoptères du type éruciforme. Les membranes articulaires coxales se sont déprimées, ce qui a eu pour effet de rapprocher les coxa de leur embase sternale. Les mandibules se sont rapprochées l'une de l'autre.

En même temps, la pigmentation du tégument s'accentue nettement, surtout au niveau des pièces normalement sclérifiées chez la larve. Les dernières réserves vitellines s'amenuisent peu à peu.

LES POSTURES.

Les postures adoptées par les larvules sont extrêmement variables ; toutefois, il convient de noter certaines remarques à ce sujet.

Au cours de la première heure qui suit l'éclosion, les postures des animaux sont caractérisées par le fait que le corps conserve en général, au repos, une certaine incurvation ventrale. Les pattes n'ont pas de posture propre ; leur position par rapport au corps dépend uniquement des déplacements qu'elles ont subis passivement au cours des mouvements précédant l'immobilisation de l'animal.

Plus tard, le comportement postural des larvules est essentiellement caractérisé par la rectitude du corps et par la position des pattes. Leur position de repos se définit ainsi : coxa rapprochée du corps, fémur fléchi sur la coxa, tibia fléchi sur le fémur et tarse en prolongement du tibia. Enfin, les pattes s'orientent obliquement vers l'avant du corps.

DONNEES GENERALES SUR LE COMPORTEMENT.

Lorsque la larvule est dans la ponte, elle se trouve, en quelque sorte, en suspension dans le mucilage. Si ce milieu lui laisse la possibilité de se mouvoir, il exerce par sa viscosité une action freinatrice sur ses mouvements et ne lui offre aucun point d'appui stable.

Précisons dès à présent que tant que la larvule reste dans la ponte, son activité demeure très discontinue. Son comportement se traduit par une succession, à intervalles irréguliers, de manifestations motrices de courte durée. Ces manifestations motrices, entre lesquelles se placent des moments de repos de quelques secondes ou de quelques minutes, ont une durée qui est de l'ordre de 10 à 20 secondes, au début, mais qui, par la suite, peut atteindre une minute.

La larvule qui vient d'éclore montre des capacités très limitées sur le plan du comportement. Ses manifestations motrices demeurent principalement constituées par l'exécution de quelques mouvements du corps relativement lents. Au cours des heures suivantes, l'animal devient peu à peu capable d'effectuer de nombreux types de mouvements dont certains sont très rapides. Nous assistons alors à une diversification des comportements. En effet, nous observons bientôt les premiers mouvements permettant à la larvule de se déplacer dans son milieu. Les déplacements sont tout d'abord rares et très limités ; mais ensuite, ils gagnent en ampleur et en fréquence. Nous ne tardons guère, non plus, à voir la larvule effectuer « sur place » diverses séries de mouvements qu'elle répète par la suite de plus en plus souvent. Nous verrons plus loin que certaines de ces séries de mouvements joueront un rôle important dans le comportement de l'animal lorsque ce dernier aura quitté la ponte et commencera à construire son fourreau.

Dans notre exposé, nous insisterons sur la description des types de comportements. Nous considérerons que les acquisitions de l'animal, sur le plan du comportement, sont réalisées en deux principales étapes.

— La première étape correspond surtout à l'apparition des premiers mouvements qui permettent à la larvule de se déplacer dans son milieu. Elle s'achève une heure et demie ou deux heures après l'éclosion.

— La seconde étape est celle où se produit véritablement la diversification des types de comportements. Les nouveaux comportements vont se manifester tout d'abord d'une manière imparfaite, pour se préciser ensuite de plus en plus. On peut considérer que leur établissement définitif est achevé sept à huit heures après l'éclosion.

PREMIERE ETAPE.

Peu de temps après l'éclosion (quinze à trente minutes selon les individus) les animaux se mettent à effectuer par moments des séquences de comportement au cours desquelles ils se déplacent en reculant. Ils exécutent alors successivement les mouvements suivants :

1 — Un mouvement bref qui tend à redresser le corps ;

2 — Un mouvement qui rétracte le corps, amorçant un recul de l'animal.

3 — Un mouvement ample et prolongé qui enroule ventralement l'abdomen. Ce mouvement accentue le recul de l'animal. De plus, le corps n'ayant aucun point d'appui fixe tourne alors sur lui-même dans son plan sagittal (les pattes se trouvent ramenées vers l'avant, de part et d'autre de la tête. Parfois elles effectuent à ce moment quelques mouvements *Dp*.).

4 — Un nouveau mouvement du corps d'amplitude variable. Et l'animal s'immobilise.

Nous nommerons : séquence de *comportement de recul*, cet ensemble.

Une heure environ après l'éclosion, les animaux commencent à effectuer leurs premiers déplacements linéaires vers l'avant dans leur milieu. Au cours de ces séquences, on remarque essentiellement des mouvements de la base des pattes par lesquels chaque coxa se trouve ramenée alternativement vers l'avant et vers l'arrière. L'extrémité de chaque patte suit passivement les déplacements qui lui sont imposés (Les premières fois où ces mouvements se produisent, le tégument des pattes n'est pas encore durci. Nous voyons alors les fémurs se plier quand les coxa reviennent vers l'avant). Les mouvements alternatifs sont légèrement décalés dans le temps d'une patte à une autre, et conformément au schéma triangulaire de la locomotion chez les Insectes. Deux mouvements identiques d'une même patte se succèdent à intervalle de 3 à 4 secondes environ. Nous nommerons : *mouvements locomoteurs primitifs*, ces mouvements de la base des pattes. A partir du moment où les mouvements locomoteurs primitifs commencent à se manifester, les mouvements *Dp* semblent eux aussi se dérouler selon le schéma triangulaire. Mais ultérieurement la fréquence de ces mouvements décroît peu à peu, et ceux-ci ne jouent aucun rôle particulier dans les comportements qui nous intéressent. Par la suite, nous ne les mentionnerons donc plus.

Lorsque les mouvements locomoteurs primitifs se produisent, ils s'intercalent toujours entre certains mouvements du corps. Nous décrirons la séquence de comportement correspondante à l'aide d'un tableau à double colonne (tableau II, p. 38), afin de distinguer ces deux catégories de mouvements. Nous nommerons *séquence de comportement locomoteur primitif* cet ensemble (fig. 3, p. 38).

DISCUSSION. — *MOUVEMENTS DU CORPS, COMPORTEMENT DE RECUL ET COMPORTEMENT LOCOMOTEUR PRIMITIF.*

La présence de quatre mouvements du corps, dans les séquences décrites, nous semble particulièrement importante. En effet, si les mouvements sont morphologiquement plus ou moins différents d'un

Mouvements du corps	Codes	Mouvements des pattes
— Mouvement redressant le corps et provoquant son extension maximum (les pattes se trouvent alors ramenées passivement vers l'arrière, de part et d'autre de l'abdomen).	1	Nombreux mouvements locomoteurs primitifs.
— Mouvement rétractant le corps	2	
— Mouvement enroulant ventralement l'abdomen	3	
— Mouvement redressant plus ou moins l'abdomen	4	

TABLEAU II. — Séquence de comportement locomoteur primitif.

Selon les cas, les trois derniers mouvements du corps peuvent se développer avec une certaine amplitude ou se manifester discrètement. Les mouvements locomoteurs primitifs peuvent se répéter 15 à 20 secondes au maximum et la durée totale de la séquence atteint alors 25 à 30 secondes.

type de séquence à l'autre, ils s'enchaînent dans tous les cas d'une manière identique car on retrouve dans chaque cas, au même niveau de l'enchaînement, un mouvement de même sens. Et, de plus, cet enchaînement est le suivant : *redressement*, *rétraction*, *enroulement ventral*, *redressement du corps*.

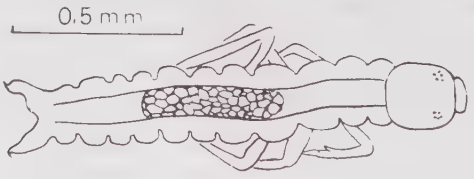


Fig. 3. — Posture de la larvule pendant une séquence de comportement locomoteur primitif.

Autrement dit, nous retrouvons ici l'enchaînement des quatre mouvements déjà observés avant l'éclosion. Ainsi, à chaque fois que l'animal présente une séquence de recul ou une séquence de comportement locomoteur primitif, il exécute les mouvements d'un enchaînement fondamental. Mais dans le cas du comportement locomoteur primitif, des mouvements alternatifs de la base des pattes accompagnent ceux du corps. Nous dirons alors que l'animal exécute un *enchaînement complexe*.

Nous venons de montrer que la première étape était marquée par une nette progression des capacités de l'animal sur le plan du comportement (apparition de nouveaux types de séquences). Mais d'autres observations, réalisées au cours de cette étape, doivent également être mentionnées car elles nous aideront à comprendre les phénomènes qui se produisent pendant l'étape suivante et à interpréter les comportements ultérieurs de la larvule.

Nous signalerons en premier lieu la présence de divers mouvements de la tête, des pièces buccales, de la partie distale des pattes, de l'abdomen, des appendices anaux* (Nous avons déjà fait état de certains d'entre eux). Au début, ces mouvements sont faibles, très mal définis et assez rares. Mais peu à peu ces mouvements s'amplifient et se précisent, tandis que leur fréquence augmente. Ces mouvements peuvent intervenir isolément mais dans la plupart des cas ils accompagnent certains mouvements du corps.

Indiquons aussi que la puissance et la vitesse des contractions musculaires s'accroîssent peu à peu. Nous constatons alors que dans les séquences de comportement, le mouvement de rétraction du corps (2) et celui d'enroulement du corps (3) tendent de plus en plus à se superposer et dans ce cas à ne constituer qu'un seul mouvement.

Nous signalerons, en dernier lieu, une augmentation de la durée de certaines manifestations motrices vers la fin de la première étape. Ceci résulte du fait que l'animal exécute alors deux ou trois séquences consécutives. Ces dernières peuvent être identiques ou différentes les unes des autres au cours d'une même manifestation motrice. Mais, dans le cas où deux séquences se trouvent juxtaposées, nous constatons que le dernier mouvement (4) de la première se prolonge directement par le premier mouvement (1) de la seconde. L'observateur ne distingue donc plus qu'un seul mouvement d'extension.

Vers la fin de la première étape, nous remarquons que l'animal présente de temps à autre des comportements au cours desquels il exécute à deux ou trois reprises un mouvement de redressement du corps alternant avec un mouvement de rétraction et d'incurvation ventrale du corps. Nous interprétons ceci à l'aide des phénomènes que nous venons d'exposer, et qui consistent en la fusion des mouvements 2 et 3, d'une part, et des mouvements 1 et 4 d'autre part.

DEUXIEME ETAPE : DIVERSIFICATION DES TYPES DE COMPORTEMENTS.

Nous avons vu que, pendant la première étape, l'animal exécutait, au cours de toutes ses manifestations motrices, les mouvements d'un enchaînement fondamental ou ceux d'un enchaînement complexe.

(*) Le corps et les différents appendices peuvent présenter quelques lentes oscillations, au terme de leurs mouvements. Celles du corps, assez fréquentes, peu après l'éclosion, se manifestent par la suite de moins en moins.

Toutefois, nous avons indiqué que vers la fin de la même étape plusieurs enchaînements de mouvements pouvaient se succéder sans interruption. Pendant les heures suivantes, nous observons des manifestations motrices au cours desquelles la larvule exécute de très nombreux mouvements, et son comportement diffère alors plus ou moins profondément d'un cas à un autre. L'animal exécute des séries de mouvements dont certains vont jouer un rôle essentiel dans les comportements ultérieurs. La partie suivante de notre exposé sera donc consacrée à la présentation des séries de mouvements les plus importantes. Mais nous devons encore préciser que les nouvelles acquisitions de l'animal sur le plan du comportement sont liées, dans une large mesure, à l'établissement de mouvements alternatifs répétés et à l'apparition de nouveaux mouvements du corps. Afin d'alléger certaines descriptions, nous présenterons dans un premier temps les principaux types de mouvements alternatifs et, dans un deuxième temps, les séries de mouvements.

A. — *LES PRINCIPAUX TYPES DE MOUVEMENTS ALTERNATIFS.*

Nous avons fait état plus haut de mouvements faibles et mal définis de la tête, des différents appendices et de l'abdomen et nous avons signalé que ces mouvements prenaient peu à peu de l'importance et se précisaient de plus en plus. Ainsi trois ou quatre heures après l'éclosion, il est possible de distinguer un certain nombre de types définis et précis de mouvements. Nous décrirons successivement ceux des pattes, ceux des mandibules, ceux de la tête et enfin ceux de l'abdomen.

1) Les mouvements des pattes.

a) *Les mouvements locomoteurs* — Pour les exécuter, l'animal adopte une posture rectiligne du corps ; ses pattes étant dirigées obliquement vers l'avant, leurs articulations sont à demi fermées et leur coxa est orientée perpendiculairement au corps. Nous avons vu qu'au cours des mouvements locomoteurs primitifs, seuls les coxa se déplaçaient activement d'avant en arrière et vice-versa. Maintenant, les articulations de la patte s'ouvrent assez largement puis commencent à se refermer lorsque la coxa vient vers l'avant. Lorsque la coxa va vers l'arrière, les articulations de la patte continuent tout d'abord à se refermer puis s'ouvrent à nouveau. Quand la coxa revient ensuite vers l'avant, les articulations de la patte commencent à se refermer, retour à la position initiale précédant une nouvelle extension.

Mais les pattes effectuent également d'autres mouvements qui sont, eux aussi, légèrement décalés dans le temps d'un appendice à un autre. Cependant, ces mouvements sont caractérisés par le fait qu'ils n'intéressent en général que les deux premières paires de pattes.

Pendant qu'ils se déroulent, les pattes postérieures demeurent immobiles, elles sont alors légèrement fléchies et orientées perpendiculairement au plan sagittal du corps. Ne pouvant, pour le moment, définir la signification de ces mouvements nous les désignerons par l'initiale de leur caractéristique principale.

b) *Les mouvements A (amples)* — Au départ, l'animal adopte une posture qui rend la majeure partie de son corps rectiligne, mais l'extrémité postérieure de son abdomen présente une légère incurvation ventrale ; les pattes étant orientées obliquement vers l'avant, leurs articulations s'ouvrent assez largement et leur coxa s'écarte du corps.

Les mouvements *A* sont amples : chaque patte s'étend fortement vers l'avant puis fléchit, principalement au niveau de l'articulation fémoro-tibiale (fig. 4).

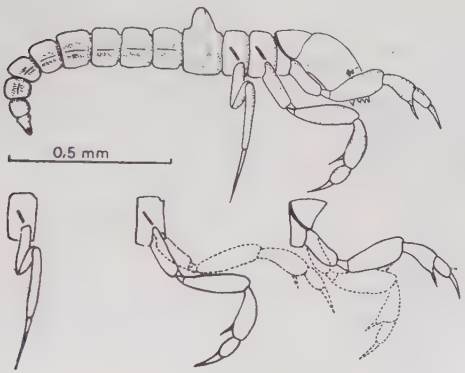


Fig. 4. — Mouvements A et posture du corps correspondante.

Nous observons de temps à autre des mouvements de même nature que les précédents, mais caractérisés par le fait qu'ils sont unilatéraux et par leur déformation due à l'orientation particulière des pattes.

Ces mouvements que nous désignerons par A_1 sont annoncés par une prise de posture différente de la précédente : le corps présente une torsion, et les pattes antérieure et moyenne situées du côté contracté par la torsion pivotent au maximum vers l'arrière (fig. 5).

Au cours des mouvements A_1, les pattes, à l'extension, s'étendent vers la partie postérieure du corps ; elles entrent parfois en contact avec la face dorsale de l'abdomen.

c) *Les mouvements R (réduits)*. — Initialement, l'animal adopte une posture dans laquelle le thorax est fortement cambré (les sternites sont bombés) et la partie postérieure de l'abdomen est plus incurvée que pendant les mouvements *A* ; les articulations des pattes se referment presque complètement et les coxa se rapprochent du corps. L'articulation fémoro-tibiale s'ouvre faiblement, puis se refer-

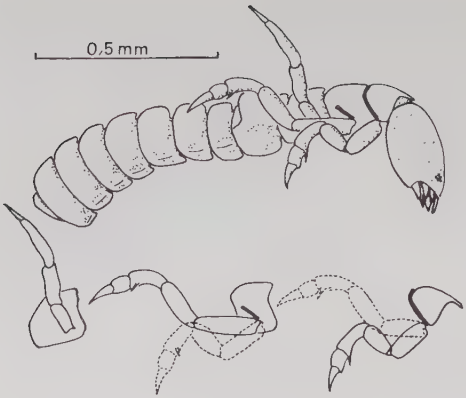


Fig. 5. — Mouvements A, et posture du corps correspondante.

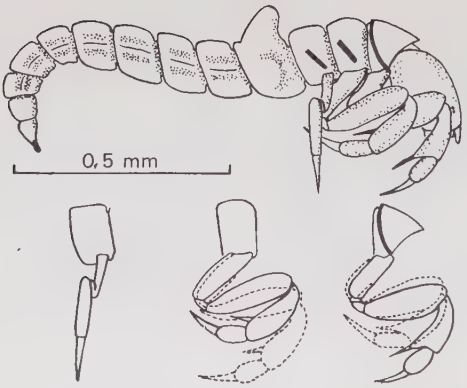


Fig. 6. — Mouvements R et posture du corps correspondante.

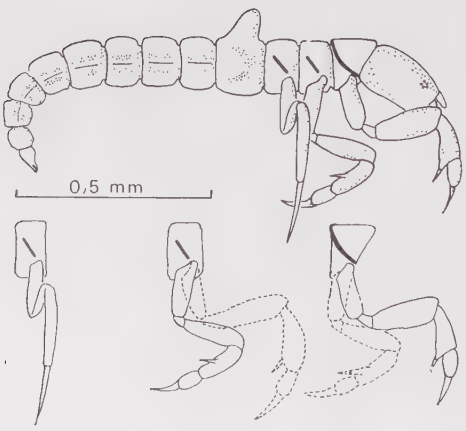


Fig. 7. — Mouvements T et posture du corps correspondante.

me complètement. Les mouvements *R* ont une amplitude très réduite (fig. 6).

d) *Les mouvements T (torsion).* — La posture initiale est comparable à celle adoptée pour les mouvements *A*. Toutefois, l'obliquité des pattes antérieures et moyennes par rapport au corps est légèrement supérieure et les articulations de ces appendices ne sont qu'à demi ouvertes.

Les mouvements *T* ont une amplitude moyenne : l'articulation fémoro-tibiale s'ouvre tandis que la patte va légèrement vers l'avant ; ensuite, pendant que la patte revient vers l'arrière, cette articulation se referme tout d'abord, puis commence à nouveau à s'ouvrir sous l'effet d'une certaine torsion de l'appendice sur lui-même (fig.7).

Nous remarquons à certains moments des mouvements de même nature que les précédents, mais unilatéraux et caractérisés par l'exagération de la torsion des pattes. Nous les désignerons par le symbole *T'*. La posture adoptée par l'animal pendant ces mouvements *T'* est voisine de celle qui caractérise les mouvements *T*, mais un bombement thoracique existe du côté où sont situées les pattes qui entrent en action, il peut même être très accentué (fig. 8).

Au cours des mouvements T', lorsque les pattes reviennent vers l'arrière, elles présentent une forte torsion et leurs articulations s'ouvrent largement (parfois même complètement) ; alors les griffes tarsiennes se rapprochent de la face dorsale de l'abdomen - jusqu'à le toucher dans certains cas.

En plus de leurs caractères morphologiques respectifs, les mouvements de types *A*, *R* et *T* se distinguent les uns des autres par leur cadence. Ainsi, les mouvements de types *A* et *T* sont assez rapides (2 à 3 alternances par seconde) ; toutefois, dans certains cas, les mouvements *T* se ralentissent au cours de leurs répétitions. Les mouvements *R*, quant à eux, apparaissent toujours très rapides (5 à 6 alternances par seconde).

2) Les mouvements des mandibules : mouvements S (section).

L'animal présente assez fréquemment divers mouvements des pièces buccales ; mais parmi eux on remarque tout particulièrement ceux des mandibules. Au cours de ces derniers, nous observons en alternance l'abduction moyenne et l'adduction maximum des mandibules, nous les nommerons : mouvements *S* et nous les retrouverons toujours lorsque l'animal sectionnera un matériau.

3) Les mouvements de la tête : mouvements F (filage).

Nous remarquons à certains moments des mouvements par lesquels la tête se balance de droite à gauche et vice-versa ; elle pivote légèrement sur elle-même dans un sens puis dans l'autre. En conséquence, la pointe du labium décrit des boucles croisées. Ajoutons que pendant tout le temps où ces mouvements se déroulent, le labium demeure projeté en avant. Nous nommerons ces mouvements *F* et nous les retrouverons lors du filage de la soie.

4) Les mouvements de l'abdomen : mouvements O (ondulations abdominales).

Nous observons assez fréquemment de rapides mouvements ondulatoires de l'abdomen provoqués par des ondes de contractions se propageant dans le sens antéropostérieur et se succédant selon un rythme accéléré. Ainsi, une onde de contraction commence à provoquer l'incurvation ventrale de l'abdomen, mais le déplacement qu'elle impose est très vite contrarié par une deuxième onde tendant inversement à provoquer l'incurvation dorsale de l'abdomen. Ce phénomène se répète un certain nombre de fois. Nous nommerons *O* ces mouvements alternatifs de l'abdomen.

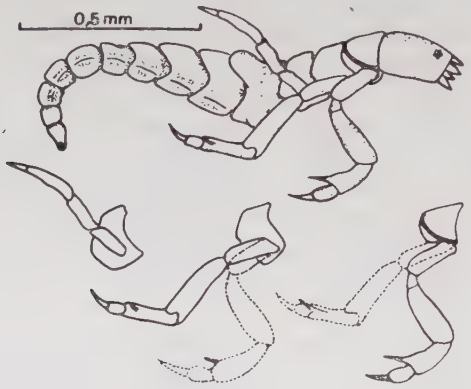


Fig. 8. — Mouvements T' et posture du corps correspondante

5) Mouvements accessoires.

D'autres mouvements alternatifs font également leur apparition en même temps que ceux que nous venons de décrire. Certains sont des mouvements de l'ensemble des pièces buccales, d'autres sont localisés aux maxilles, d'autres encore intéressent les mamelons du premier segment abdominal, d'autres enfin mettent en jeu les appendices anaux. Tous ces mouvements n'ont qu'un rôle de second plan, tant que les larvules demeurent dans leur ponte. Nous les laisserons donc ici volontairement de côté et les présenterons plus tard, lorsqu'ils joueront un rôle précis dans le comportement des animaux.

B. — LES NOUVELLES SERIES DE MOUVEMENTS.

Ces nouvelles séries ont toutes un point commun qui est de mettre en jeu des mouvements du corps et des mouvements alternatifs. Les premiers ont pour rôle principal de provoquer des modifications

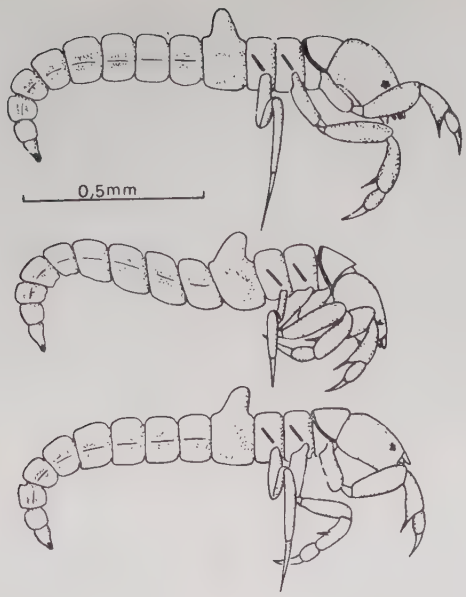


Fig. 9. — Les postures successives du corps de la larvule au cours d'une séquence ART.

posturales du corps, tandis que les seconds prennent essentiellement un rôle dans l'exécution d'actes précis. Afin de bien distinguer les uns des autres, nous présenterons nos descriptions sous forme de tableaux à deux colonnes dont la première sera réservée aux mouvements du corps et dont la seconde renfermera les mouvements alternatifs. Nous présenterons tout d'abord les séries comprenant un nombre minimum de mouvements du corps.

Mouvements du corps	Codes		Mouvements des pattes
— Court mouvement de redressement	1		
— Court mouvement de rétraction et d'incurvation ventrale (l'animal adopte la posture préparatoire aux mouvements *R*)	2-3		
		n *R*	Nombreux mouvements réduits *R*
— Court mouvement de redressement	4		

Tableau III. — Séquence 1, 2-3, n*R*, 4 dite *séquence R*.

Mouvements du corps	Codes		Mouvements des pattes
— Court mouvement de redressement (l'animal adopte la posture préparatoire aux mouvements *A*)	1		
		n *A*	Nombreux mouvements amples *A*
— Court mouvement de rétraction et d'incurvation ventrale (l'animal adopte la posture préparatoire aux mouvements *R*)	2-3		Passage du type *A* au type *R* par accélération
		p *R*	Nombreux mouvements réduits *R*
— Court mouvement de redressement (l'animal adopte la posture préparatoire aux mouvements *T*)	4		Passage au type *T* par ralentissement
		q *T*	Nombreux mouvements de torsion *T*.

TABLEAU IV. — Séquence 1, n*A*, 2-3, p*R*, 4, r*T* dite *Séquence ART* (fig. 9).

1) SÉRIES SIMPLES CORRESPONDANT A UN UNIQUE « ENCHAINEMENT COMPLEXE ».

a) *Séries où interviennent les mouvements locomoteurs*

Maintenant, lorsque l'animal se déplace, il effectue des mouvements locomoteurs* proprement dits. Mais ces derniers sont toujours accompagnés par les mouvements d'un enchaînement fondamental. Nous dirons que l'animal exécute une séquence de comportement locomoteur ou séquence *L* à chaque fois qu'il présentera des mouvements locomoteurs parallèlement à ceux d'un enchaînement fondamental. Notons que chaque déplacement de la larvule peut résulter de l'intervention d'une ou de plusieurs séquences consécutives de comportement locomoteur.

(*) Rappelons que les premiers déplacements de l'animal résultaient de l'exécution de mouvements alternatifs de la base des pattes (mouvements locomoteurs, primitifs) ; les pattes elles-mêmes étaient alors incapables de mouvements propres.

Mouvements du corps	Codes		Mouvements des pattes
— Redressement partiel et torsion du corps (l'animal adopte la posture préparatoire aux mouvements A_1).	1		
		n A_1	Nombreux mouvements amples A_1.
— Court mouvement de rétraction et d'incurvation ventrale (l'animal adopte la posture préparatoire aux mouvements R).	2-3		Passage au type R par accélération.
		p R	Nombreux mouvements réduits R.
— Court mouvement de redressement (l'animal adopte la posture préparatoire aux mouvements T)	4		Passage au type T par ralentissement.
		n T	Nombreux mouvements de torsion T.

TABLEAU V. — Séquence 1, nA_1 2-3, pR, 4, rT dite séquence A_1RT.

Mouvements du corps	Codes		Mouvements des pattes
— Court mouvement de redressement (l'animal adopte la posture préparatoire aux mouvements A).	1		
		n A	Nombreux mouvements amples A.
— Court mouvement de rétraction et d'incurvation ventrale (l'animal adopte la posture préparatoire aux mouvements R).	2-3		Passage au type R par accélération.
		p R	Nombreux mouvements réduits R.
— Court mouvement de redressement (l'animal adopte la posture préparatoire aux mouvements T').	4		Passage au type T' par ralentissement.
		q T'	Nombreux mouvements de torsion maximum T'.

TABLEAU VI. — Séquence 1, nA, 2-3, pR, 4, rT' dite *séquence ART'*

b) *Séries où interviennent les mouvements des deux premières paires de pattes*

Dans la plupart des cas, les mouvements de type *R* interviennent seuls. Nous observons alors la série suivante correspondant au tableau III, p. 45. Sa durée est de l'ordre de 3 à 5 secondes.

Dans quelques cas, toutefois, on voit se dérouler les trois types de mouvements *A*, *R* et *T*. Ils se succèdent alors toujours suivant l'ordre *A* - *R* - *T*. Selon que l'on a affaire aux mouvements *A* ou A_1 et *T* ou *T'*, on distingue trois séries différentes de mouvements (leur durée est de l'ordre de 5 à 8 secondes). Une série qui comporte les mouvements *A*, *R* et *T* est indiquée par le tableau IV, p. 46 ; deux autres comportant les mouvements A_1, *R* et *T* et les mouvements *A*, *R* et *T'* sont respectivement présentées par les tableaux V et VI, p. 47.

DISCUSSION RELATIVE AUX MOUVEMENTS DU CORPS.

Les séries que nous venons de présenter, comprennent des mouvements du corps dont certains diffèrent plus ou moins profondément des unes aux autres mais qui s'enchaînent dans tous les cas de la même façon. En effet, dans chaque série nous retrouvons successivement :

— un mouvement de redressement (1)

— un mouvement de rétraction et d'incurvation ventrale (2-3)

— un nouveau mouvement de redressement du corps (4).

Les mouvements ci-dessus ne sont autres que ceux d'un enchaînement fondamental. Nous avons déjà vu (page 39) que les mouvements n° 2 et 3 tendaient de plus en plus à ne constituer qu'un seul mouvement.

En conséquence, lorsque l'animal effectue l'une des séries décrites, il exécute les mouvements d'un enchaînement complexe. Pour la désignation conventionnelle de ces enchaînements, nous pourrons négliger d'indiquer les mouvements du corps dont la succession se retrouve toujours identique.

Désignation conventionnelle.

Lorsque les séries précédentes de mouvements sont définitivement établies, elles deviennent des éléments stables du comportement. Comme nous l'avons déjà fait pour les séquences de locomotion, nous désignerons les séquences correspondant à ces enchaînements complexes par des formules établies d'après les initiales des mouvements des pattes qu'elles comportent. Nous définissons ainsi quatre séquences, *R* (tableau III), *ART* (tableau IV), A_1RT (tableau V) et *ART'* (tableau VI).

c) *Séries où interviennent les mouvements abdominaux de type O*

Lorsque l'animal exécute des mouvements *O*, on distingue assez bien, au début puis à la fin de leurs répétitions, un mouvement plus ou moins ample de redressement du corps. Nous pensons donc que les mouvements *O* se déroulent eux aussi dans le cadre d'un enchaînement complexe : le mouvement de rétraction et d'incurvation ventrale du corps se confondrait avec un mouvement ondulatoire. De plus, les mouvements *O* accompagnent parfois les mouvements des pattes de type *A*, *R* et *T*, eux-mêmes liés aux mouvements corporels de l'enchaînement fondamental. Nous nommerons, séquences *O*, les séquences de comportement au cours desquelles l'animal présente des mouvements ondulatoires de l'abdomen.

d) *Séries dans lesquelles interviennent les mouvements des mandibules* (*S*) *et ceux de la tête* (*F*)

Lorsque les mouvements *S* ou les mouvements *F* interviennent dans une séquence de locomotion *L* ou dans une séquence *R*, l'ensemble des mouvements que l'animal effectue constitue toujours un seul enchaînement complexe. Les séquences correspondantes seront donc nommées (*LS*), (*LF*), (*RS*) et (*RF*). Les symboles sont mis entre parenthèses pour préciser que les deux groupes de mouvements auxquels ils se rapportent se déroulent simultanément.

Par contre, lorsque les mouvements *S* ou les mouvements *F* se manifestent dans une séquence de comportement où interviennent successivement les mouvements de types *A*, *R* et *T*, l'ensemble dépasse alors plus ou moins largement le cadre d'un seul enchaînement complexe.

2) Séries de mouvements débordant du cadre d'un enchainement complexe.

Les séries que nous présentons maintenant, ont toutes entre elles des points communs qui tiennent à l'homologie de certains mouvements qui les composent. Nous n'examinerons donc pas en détail tous les cas observés. Nous nous bornerons à exposer, à titre d'exemple, dans le tableau VII, les résultats de l'analyse d'une série comprenant des mouvements *A*, *R* et *T*, série dans laquelle les mouvements *R* sont accompagnés successivement par les mouvements *S* puis les mouvements *F*. La durée d'une telle série est de l'ordre d'une dizaine de secondes.

DISCUSSION : MOUVEMENTS DU CORPS ET SERIES COMPLEXES

Dans la série décrite à l'aide du tableau VII, nous remarquons qu'un mouvement de rétraction et d'incurvation ventrale du corps intervient à trois reprises, à la suite d'un mouvement de redressement

du corps. Nous interprétons ce phénomène comme résultant de la répétition des mouvements de l'enchaînement fondamental : le dernier mouvement de redressement du corps (4) d'un enchaînement se confond avec le premier mouvement de même sens (1) de l'enchaînement suivant. Nous avons déjà mentionné ce fait (cf. page 39). Dans le cas présent, l'animal effectue à trois reprises les mouvements 1, 2, 3 et 4, et nous pouvons conclure que la série décrite est constituée par la juxtaposition de trois enchaînements complexes.

Mouvements du corps	Codes		Mouvements des pattes
— Court mouvement de redressement (l'animal adopte la posture préparatoire aux mouvements *A*).	1		
		n *A*	Nombreux mouvements *A*.
— Court mouvement de rétraction et d'incurvation ventrale (l'animal adopte la posture préparatoire aux mouvements *R*).	2-3		
		p *R*	Nombreux mouvements *R*.
— Très court mouvement de redressement immédiatement suivi d'un très court mouvement de rétraction et d'incurvation ventrale (l'observateur voit alors l'animal présenter un soubresaut).	4-1 + 2-3		
		p'*R*	Nombreux mouvements *R* accompagnés de nombreux mouvements *S*.
		r *S*	
— L'animal présente un nouveau soubresaut.	4-1 + 2-3		
		p''*R*	Nombreux mouvements *R* accompagnés de nombreux mouvements *F*.
		s *F*	
— Court mouvement de redressement (l'animal adopte la posture préparatoire aux mouvements *T*).	4		
		q *T*	Nombreux mouvements *T*.

TABLEAU VII. — *Séquence AR-(RS)-(RF)T.*

Désignation conventionnelle.

La série de mouvements étudiée dans le tableau VII constitue, elle aussi, une séquence déterminée de comportement. Dans la présentation conventionnelle de cette séquence, il nous semble important de mettre en relief la juxtaposition des enchaînements complexes. Donc, pour désigner cette séquence, nous utiliserons toujours les symboles correspondant aux mouvements d'exécution (mouvements alternatifs), mais nous séparerons les symboles de ceux qui appartiennent à des enchaînements différents. Par ailleurs, nous placerons, comme précédemment, entre parenthèses, les symboles représentant des mouvements de types différents mais qui se déroulent simultanément. La séquence de comportement, que nous avons décrite, sera nommée : séquence *AR* - (*RS*) - (*RF*)*T*.

En procédant de la même manière, nous pouvons montrer que dans les cas où les mouvements *R* ne sont accompagnés que par des mouvements *S* ou des mouvements *F*, l'animal exécute deux enchaînements complexes consécutifs seulement. Les séquences correspondantes dans lesquelles interviennent successivement les mouvements *A*, *R* et *T*, devront donc être désignées de la manière suivante : séquence *AR* - (*RS*) *T* et séquence *AR* - (*RF*) *T*.

De même, nous pouvons interpréter maintenant sans difficulté les séries comprenant soit les mouvements A_1, *R* et *T*, soit les mouvements *A*, *R* et *T'*, et dans lesquelles interviennent également ou les mouvements *S* ou les mouvements *F* ou les uns puis les autres. Les séquences de comportement correspondantes seront rigoureusement définies par les formules suivantes :

Séquence A_1R — (*RS*) *T*, séquence A_1R - (*RF*) *T*,
séquence A_1R - (*RS*) - (*RF*) *T*,
séquence *AR* - (*RS*) *T'*, séquence *AR* - (*RF*) *T'*,
séquence *AR* - (*RS*) - (*RF*) *T'*.

V. — DESCRIPTION DU COMPORTEMENT DE L'ANIMAL, LORSQU'IL QUITTE LA PONTE

Au cours des dernières heures de séjour dans la ponte l'animal exécute « sur place » , et à maintes reprises, diverses séries de mouvements. Toutefois, les séquences *R*, (*RS*) *et* (*RF*) sont de beaucoup celles que l'on observe le plus fréquemment. Mais, pendant les mêmes heures, l'animal effectue de nombreux déplacements dans le mucilage de la masse ovigère. Au cours de ses déplacements, on le voit souvent exécuter plusieurs séquences de comportement locomoteur (séquence *L*) sucessives, accompagnées dans bien des cas par une activité des mandibules (séquences (*LS*).

Pendant l'un de ces déplacements les animaux atteignent la couche superficielle. Lorsque les larvules cheminent au sein du mucilage, ce dernier freine sensiblement leur avance ; mais, quand elles parviennent au voisinage de la périphérie de la ponte, elles rencontrent une résistance de plus en plus forte due au durcissement superficiel, déjà signalé, du mucilage. Les animaux parviennent à forcer cette gangue grâce à leurs mouvements locomoteurs ; mais fréquemment, ils se frayent, en même temps, un passage à l'aide de leurs mandibules (mouvements *S*) qui sectionnent le mucilage durci.

VI. — OBSERVATIONS SUR D'AUTRES ESPECES

Les observations que nous avons faites sur *Molanna angustata* peuvent-elles être retrouvées chez d'autres Trichoptères ?

Nous avons observé les sept espèces suivantes :

Phryganéidés : *Phryganea sp.*

Leptocéridés : *Athripsodes cinerus* Curt., *Mystacides nigra* L., *Leptocerus interruptus* Fab.

Limnophilidés : *Limnophilus rhombicus* L., *Anabolia nervosa* Leach.

Sericostomatidés : *Notidobia ciliaris* L.

Au cours de cette étude comparée, nous avons retrouvé dans tous les cas les mêmes mouvements ainsi que les mêmes séquences de comportement que chez *Molanna*, aux mêmes périodes de la vie des animaux. Le développement du comportement des Trichoptères s'effectuerait donc pour toutes ces espèces de manière homogène.

Toutefois, le cas de l'espèce terrestre *Enoïcyla pusilla*, étudiée par Kelner-Pillault (1960), est très particulier. Cette espèce acquiert sa pigmentation définitive dans l'œuf et surtout elle éclôt en découpant le chorion à l'aide des mandibules (*). Ceci indique qu'il s'est créé dans l'œuf des coordinations motrices qui ne s'établissent qu'après l'éclosion pour toutes les larves aquatiques que nous avons observées. Le développement du comportement de *E. pusilla* serait donc précoce par rapport à celui des autres Trichoptères. De plus, remarquons qu'il s'écoule de 29 à 35 jours entre l'oviposition et l'éclosion des larvules d'*E. pusilla*, tandis que le développement embryonnaire ne dure que sept jours environ pour *Molanna angustata* et qu'il en est de même pour les autres espèces que nous avons étudiées.

(*) Kelner-Pillault fait état de mouvements continuels de balancement du corps, d'arrière en avant, pendant l'éclosion. Ces mouvements sont probablement à rapprocher des mouvements de l'enchaînement fondamental mis en évidence chez *M. angustata*.

— *E. pusilla* présente à l'éclosion un comportement analogue à celui de certaines chenilles de Lépidoptères.

Principales étapes du développement	Caractères anatomiques	Mouvements types	Types de manifestations motrices
Début dernière journée période embryonnaire.	— Corps turgescent. — Tégument mou. — Pigmentation oculaire faible.	— Faibles mouvements de la tête et de l'abdomen. — Plus tard, faibles mouvements antagonistes.	
Fin dernière journée période embryonnaire.	— Pigmentation oculaire normale.	— Mouvements de l'enchaînement fondamental. — Quelques faibles mouvements des appendices.	
Eclosion.	,,	,,	— Séquence de rupture du chorion. — Séquence d'éclosion.
Les deux premières heures après l'éclosion.	— Pigmentation faible des mandibules et des griffes du tarse.	— Mouvements de l'enchaînement fondamental. — Mouvements Dp primitifs. — Mouvements locomoteurs primitifs.	— Séquence d'éclosion. — Séquence de recul. — Séquence de comportement locomoteur primitif.
3 à 5 heures après l'éclosion.	— Développement de la pigmentation générale et durcissement du tégument. — Diminution de la turgescence du corps.	— Mouvements de l'enchaînement fondamental. APPARITION des — Mouvements locomoteurs. — Mouvements *A* et A_1. — Mouvements *R* — Mouvements *T* et *T'* — Mouvements *S*. — Mouvements *F*. — Mouvements *O*.	— Séquence d'éclosion. — Séquence de recul. ETABLISSEMENT des — Séquence de comportement locomoteur. — Séquence *R*. — Séquence *ART*. — Séquence A_1RT. — Séquence *ART'*. — Séquence *AR*-(*RS*)-(*RF*)*T*. — Séquence A_1*R*-(*RS*)-(*RF*)*T*. — Séquence *AR*-(*RS*)-(*RF*)*T'*. — Séquence *O*.
7 à 8 heures après l'éclosion.	Les remaniements anatomiques des larvules s'achèvent, de même que le développement de leur comportement.		

TABLEAU *VIII*. — Récapitulation des principales étapes de l'ontogenèse du comportement de *Molanna angustata* de la vie embryonnaire à la sortie de la ponte.

CONCLUSIONS

De l'étude du comportement de l'animal dans l'œuf et dans la ponte, nous retiendrons les points suivants :

— 1) Les premiers mouvements des larvules sont très lents et très faibles ; ensuite ils deviennent de plus en plus rapides et puissants. Ceci traduit une augmentation générale, progressive du tonus musculaire.

— 2) Au début les types de mouvements sont peu nombreux et mal définis ; mais ensuite nous voyons se manifester peu à peu des types de mouvement très divers et précis. De plus, au fur et à mesure de leur apparition, tous ces mouvements s'organisent en groupes stables. Tout ceci est le signe de l'établissement progressif des différentes coordinations motrices de l'animal.

— 3) Pendant que les différents comportements s'établissent, les larvules subissent leurs derniers remaniements morphologiques et structuraux.

Cette étude nous a donc révélé les principales étapes de l'ontogenèse du comportement de la larvule et nous a montré que ce développement se produisait parallèlement aux dernières phases de sa morphogenèse.

Mais surtout cette étude initiale a été la seule voie qui nous ait permis l'analyse complète des séquences de comportement spécifiques de la larvule. Remarquons à ce sujet le rôle tout à fait particulier des mouvements de l'enchaînement fondamental. La présence constante de ces mouvements dans toutes les séquences tend à montrer que la première coordination motrice qui s'établit chez l'animal (et que nous nommerons *coordination motrice, initiale*) demeure en liaison avec toutes les autres coordinations motrices.

Nous présentons dans le tableau VIII p. 53 un état récapitulatif des principales étapes de l'ontogenèse du comportement de *Molanna angustata*, de la vie embryonnaire à la sortie de la ponte.

DEUXIEME PARTIE

ETUDE DE LA CONSTRUCTION DU FOURREAU

Dans la mise au point bibliographique de l'étude de la construction du fourreau, nous avons montré l'importance des problèmes se rapportant aux fondations de ce dernier. Dans notre exposé, nous traiterons donc séparément la construction des fondations et celle du fourreau proprement dit.

I. — ETUDE DE LA CONSTRUCTION DES FONDATIONS DU FOURREAU

Avant d'étudier en détail la construction des fondations du fourreau nous croyons devoir situer la question dans le cas des larvules de *Molanna angustata*, et en tenant compte des données déjà acquises.

A. — OBSERVATIONS GENERALES SUR LES TYPES DE FONDATIONS ET L'ACTIVITE DES LARVULES.

1) Description des fondations du fourreau.

Nous avions distingué (Denis, 1965), dans le cas des larves de *Limnophilus lunatus*, trois types de fondations du fourreau : la CEINTURE ABDOMINALE, la GALERIE et l'ABRI-GROSSIER. Nous avons retrouvé les trois mêmes types de fondations dans le cas des larvules de *Molanna angustata*, mais, toutefois, nous avons constaté que ces animaux édifiaient presque tous une ceinture abdominale.

La CEINTURE ABDOMINALE (fig. 10 A et B, page 56) a une forme grossièrement annulaire mais elle n'a pas de maintien propre (si la larvule l'abandonne, elle se déforme aussitôt). Son diamètre atteint 0,4 millimètre environ. L'épaisseur très irrégulière de l'anneau est en moyenne de 0,1 millimètre. La ceinture abdominale recouvre sensiblement le premier segment de l'abdomen.

Les matériaux constitutifs de la ceinture abdominale sont principalement de très petits détritus végétaux plus ou moins agglomérés entre eux ; mais la ceinture renferme, de temps à autre, deux ou trois grains de sable. La dimension de ces derniers est de l'ordre de 0,1 millimètre ; celle des détritus végétaux est souvent très inférieure à ce chiffre, mais ceux-ci étant agglomérés les uns aux autres sont pris et utilisés par petits paquets dont la taille atteint également 0,1 millimètre environ. Les éléments de la ceinture abdominale sont lâchement reliés les uns aux autres par quelques fils de soie.

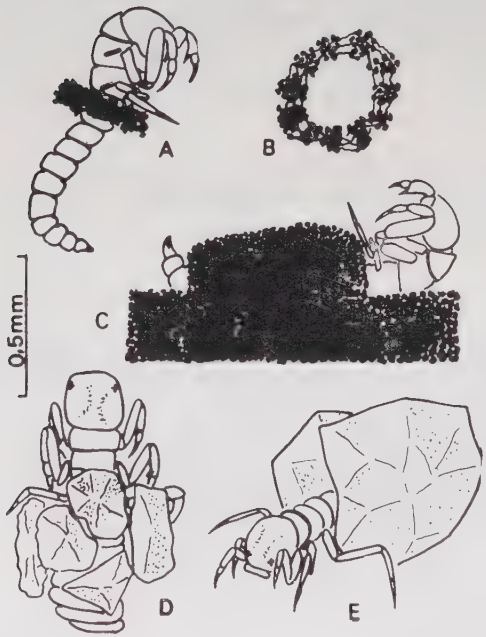


Fig. 10 — *Les trois types de fondations du fourreau de* Molanna angustata. *A et B : ceinture abdominale — C : galerie — D. et E. : deux exemples d'abris grossiers.*

La GALERIE (fig. 10 C, ci-dessus) est creusée dans la couche de particules détritiques et de sable. Elle est généralement courte, et sa longueur, normalement inférieure à 1 millimètre, atteint à peine celle du corps de l'animal. Les larvules cependant creusent parfois une galerie de plusieurs centimètres de long.

Les éléments de la paroi de la galerie demeurent souvent indépendants les uns des autres, celle-ci se détruit donc dès que son occupant en est sorti. Dans certains cas, toutefois, quelques éléments de la paroi sont lâchement reliés entre eux par des fils de soie.

L'abri grossier (fig. 10 D et E, p. 56) est constitué par un petit nombre de cailloux massifs, trois à cinq, en général. Les dimensions intérieures de l'abri peuvent être deux ou trois fois supérieures à celles du corps de son occupant. Les dimensions des cailloux varient entre 0,3 et 1 millimètre, certains d'entre eux pouvant être bien plus volumineux. Ces éléments peuvent être ou non reliés lâchement entre eux par quelques fils de soie.

2) Données relatives au comportement de l'ensemble des individus d'une ponte.

Les animaux d'une même ponte qui viennent de quitter la masse ovigère ont tous le même âge et se trouvent tous dans des conditions écologiques identiques ou du moins très peu différentes d'un individu à un autre. Malgré cette apparente homogénéité de l'état physiologique des larvules et des conditions écologiques, l'observation nous a montré diverses possibilités de comportement. Nous nous sommes donc efforcé de suivre tous les individus d'une même ponte et de noter les grandes lignes de leur comportement, de leur prise de contact avec le milieu aquatique à la réalisation complète des fondations de leur fourreau. Nous schématiserons cette étude en prenant cinq pontes dont deux sont caractérisées par un développement embryonnaire et une sortie homogène des larvules et les trois autres par le retard d'une fraction de la population.

a) *Larvules à développement embryonnaire normal.*

Nous avons indiqué, au début de notre exposé, que les animaux commençaient à construire leur fourreau peu de temps après avoir quitté leur ponte. En effet, certaines larvules (20 à 30 % des individus) se mettent à construire dès qu'elles prennent contact avec le milieu aquatique ; elles utilisent alors pour cela les divers éléments agglutinés à la surface de la ponte. Quelques-unes même présentent leurs premiers mouvements de construction avant de s'être totalement libérées du mucilage. Toutes les autres larvules gagnent la surface du substrat. Là, elles ne tardent pas, elles non plus, à construire.

Ces larvules construisent presque toutes une ceinture abdominale ; quelques-unes seulement creusent une galerie. Une à deux minutes leur suffisent pour édifier les fondations de leur fourreau.

En observant un nombre important d'animaux, nous avons pu retrouver les différentes méthodes de construction des fondations du fourreau décrites à propos des larves de *Limnophilus lunatus*. Mais nous avons constaté que la ceinture abdominale — type habituel de fondations du fourreau pour les larvules de *Molanna angustata* — était édifiée dans la plupart des cas, soit par le procédé qui consiste à faire subir au cordon un déplacement dorsoventral par rapport au corps, soit par celui au cours duquel l'animal effectue une culbute par dessus le cordon (cf. p. 14, 1re partie).

Par ailleurs, nous avons remarqué que les animaux se comportaient plus ou moins différemment les uns des autres au moment où nous avions l'impression qu'ils commençaient à construire. En effet, certains se mettent d'emblée à rassembler des éléments qu'ils relient entre eux par quelques fils de soie, et avec lesquels ils réalisent une construction liée. Mais d'autres animaux par contre, et ce sont les plus nombreux, ne font au début que déplacer des éléments : soit qu'ils les rassemblent, soit au contraire qu'ils les dispersent. Ces larvules commencent à réaliser une construction liée seulement après quelques secondes.

b) *Larvules à développement embryonnaire anormalement prolongé.*

Les quelques individus qui ont eu un développement anormalement prolongé présentent en général une plus ou moins longue période d'activité locomotrice avant d'entreprendre l'édification des fondations de leur fourreau. Mais au cours de cette période, ces animaux peuvent à plusieurs reprises interrompre leurs déplacements et commencer une construction qu'ils abandonnent peu après.

Quand ils entreprennent réellement l'édification de leur fourreau, nombreux sont ceux qui creusent une galerie ; quelques-uns construisent une ceinture abdominale ; quelques rares autres réalisent un abri-grossier. La proportion des constructions débutant par le type ceinture abdominale est bien plus faible que dans le premier cas. Mais de plus ces animaux édifient souvent plusieurs constructions successives. Certains construisent une ceinture abdominale à la suite de la galerie ; d'autres commencent par constituer un tas, après quoi ils réalisent une ceinture abdominale ou une galerie. Cette galerie peut encore être suivie de la confection d'une ceinture abdominale.

Pour édifier les fondations de leur fourreau, ces animaux tardifs utilisent les différentes méthodes de construction que nous avons décrites à propos des larves de *Limnophilus lunatus*. Mais certaines larvules présentent un comportement particulier : elles se mettent à creuser et s'enfouissent complètement dans le substrat ; ensuite, elles effectuent des déplacements plus ou moins amples avant de réapparaître. Ce sont ces individus qui creusent les longues galeries dont nous avons fait état plus haut.

Lorsqu'elles commencent à construire, les larvules à développement embryonnaire prolongé présentent des comportements extrêmement variés. En général, elles travaillent au moins deux à trois minutes et peuvent entreprendre l'édification d'un tas ou d'une galerie avant de se mettre à relier les éléments par de la soie.

De tout ce qui précède, nous retiendrons les points suivants :

1°) Il s'écoule un temps variable selon les individus entre la sortie de la ponte et le début de la construction ; mais pour la majorité des animaux, ce délai est très bref.

2°) Les fondations du fourreau appartiennent aux mêmes types que celles de *Limnophilus lunatus* : ceinture abdominale, galerie, abri-grossier. Mais la plupart des larvules édifie une ceinture abdominale, et ce sont surtout celles qui se mettent à construire sans délai après avoir quitté la ponte. Les autres réalisent souvent des fondations du type galerie ; en outre plusieurs d'entre elles constituent deux ou trois constructions successives (fig. 11, ci-dessous).

Nous avons mentionné la rareté des cas de construction d'un abri-grossier. La rareté de ce type de fondations tient probablement dans une large mesure à la faible proportion dans le milieu des éléments nécessaires à sa réalisation. Remarquons toutefois que la construction d'un abri-grossier apparaît seulement chez quelques-uns des individus à développement prolongé.

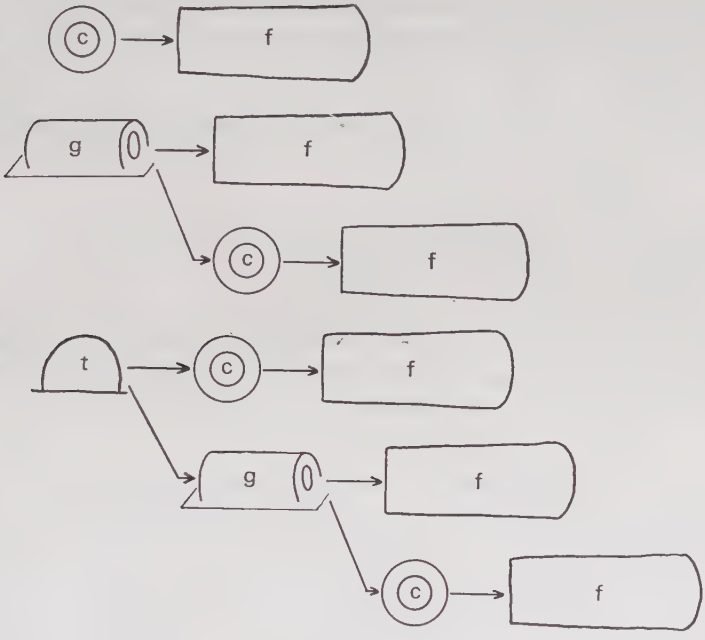


Fig. 11. — *Schéma montrant les différents types de constructions qui peuvent être réalisés avant l'édification du fourreau proprement dit. Mais la plupart des larvules construit directement une ceinture abdominale et le fourreau. — c : ceinture abdominale — g : galerie — t : tas — f : fourreau.*

3°) La plupart des larvules édifie les fondations de leur fourreau — une ceinture abdominale — soit en faisant subir au cordon un déplacement dorsoventral par rapport à leur corps, soit en culbutant par-dessus le cordon. Mais en observant l'ensemble des individus issus d'une même ponte, on retrouve toutes les méthodes de construction définies pour *Limnophilus lunatus*. Ce sont ces différents comportements que nous étudierons maintenant en détail.

B. — ANALYSE DU COMPORTEMENT LORS DE LA CONSTRUCTION DES FONDATIONS DU FOURREAU.

L'analyse des comportements nous révèle que lorsque les animaux se mettent à construire, ils exécutent dans tous les cas une série de mouvements qu'ils répèteront ensuite plusieurs fois consécutives. Le comportement des animaux se modifiera à plusieurs reprises et plus ou moins profondément pendant la construction des fondations du fourreau, en raison de modifications que subiront certains mouvements.

Par ailleurs, les données que nous avons fournies jusqu'alors semblent montrer que le véritable début de la réalisation des fondations du fourreau ne coïncide pas dans tous les cas avec le moment où l'animal manifeste des mouvements de construction. Dans ce qui suit, nous examinerons donc en premier lieu les comportements qui se trouvent déclenchés au moment où les animaux présentent les premiers mouvements de construction. Nous étudierons en second lieu les comportements qui interviennent pendant l'édification réelle des fondations du fourreau.

1) Le comportement des animaux lorsqu'ils presentent les premiers mouvements de construction.

Nous examinerons tout d'abord les cas où les animaux se mettent d'emblée à réaliser une construction dont les éléments seront réunis par de la soie (construction liée).

a) *Les animaux édifient d'emblée une construction liée* (*).

Au moment précis où la larvule commence à édifier une construction liée, elle effectue un certain travail vis-à-vis d'un élément du substrat. Cet élément représente le premier élément de construction. Et nous avons constaté que les animaux pouvaient se comporter de trois manières différentes vis-à-vis de ce premier élément de construction.

— Un premier cas est caractérisé par le fait que la larvule amasse des éléments situés devant elle. Le comportement de l'animal, au cours des phases successives de son travail, est décrit dans le tableau IX, page 61. Ce tableau précise les mouvements types qui sont

(*) Lorsque l'animal bâtit une construction liée, il saisit un à un plusieurs objets qu'il fixe les uns après les autres. Chaque objet peut être représenté par un grain de sable (cas le plus fréquent quand il s'agit du fourreau définitif), ou par de fines particules agglomérées (cas le plus fréquent quand il s'agit des fondations et des premières parties du fourreau). Nous emploierons donc toujours le terme d'*élément* (ou d'*élément de construction*) pour désigner chacun des objets que saisit l'animal.

effectués aux différentes phases du travail. Nous remarquerons que dans le cas présent l'animal exécute les mouvements d'une séquence *AR — (RS) — (RF) T*.

Nous n'exposerons pas en détail le comportement des larvules dans les deux autres cas, car il présente de nombreux points commum avec celui que nous avons décrit dans le tableau ci-dessous. Nous nous bornerons donc à souligner les différences.

Phases successives du comportement	Mouvements correspondants
— L'animal adopte la posture préparatoire aux mouvements *A*	1
— et *amasse des éléments* situés devant lui	n *A*
— Il adopte la posture préparatoire aux mouvements *R*	2—3
— et *saisit un élément qu'il fait tournoyer*	p *R*
	4
— Il présente un court soubresaut	1—2—3
— et *fait tournoyer l'élément* tandis qu'il *coupe les liens* retenant celui-ci à d'autres	p' *R* & q *S*
	4
— Après un nouveau soubresaut	1—2—3
— il *fait encore tournoyer l'élément* tout en *posant dessus 2 ou 3 fils de soie*	p'' *R* & r *F*
— Il adopte la posture préparatoire aux mouvements *T*	4
— et *déplace l'élément* vers sa droite ou vers sa gauche.	s *T*

TABLEAU IX. — Description du comportement de la larvule au cours des différentes phases du travail qu'elle accomplit vis-à-vis du premier élément de construction dans le cas où elle exécute les mouvements* d'une séquence *AR — (RS) — (RF) T*. Amassement d'éléments situés devant la larvule.

(*) Dans un but de clarification, chaque mouvement est simplement indiqué par son symbole. Nous procèderons de même dans toutes les descriptions ultérieures.

— Un second cas se distingue du précédent par le fait que la larvule amasse des éléments situés sur l'un des cotés de son abdomen. Mais les phases ultérieures du travail de l'animal sont identiques à celles que nous avons décrites dans le premier cas. Les mouvements que l'animal exécute ici sont ceux d'une séquence A_1R-(RS) — $(RF)\,T$.

— Dans un troisième cas, enfin, la larvule procède au début de la même façon que dans le premier cas. Et c'est dans la phase terminale de son travail que le comportement de l'animal diffère de celui du premier cas : ici, l'élément de construction est déplacé en direction de l'abdomen. Les mouvements que l'animal exécute alors sont ceux d'une séquence AR — (RS) — $(RF)\,T'$.

DISCUSSION

Le tableau IX, page 61, montre que lorsque l'animal commence à réaliser une construction liée, il accomplit certains actes particulièrement simples. Ces actes sont les suivants :

— *Amassement* de plusieurs éléments du substrat.

— *Prise* du premier élément de construction.

— *Cisaillement* des liens éventuels retenant l'élément de construction à d'autres éléments.

— *Fixation de fils de soie* sur l'élément de construction.

— *Déplacement* de l'élément de construction par rapport au corps.

Nous remarquerons que les animaux accomplissent les mêmes actes dans les trois cas précédents. Nous considérerons donc le travail effectué vis-à-vis du premier élément de construction comme une somme d'actes simples successifs, chronologiquement déterminés.

*
* *

Dans les trois cas précédents, et quel que soit le mécanisme, dès que les animaux commencent à construire, ils entreprennent d'une manière ou d'une autre l'édification d'un cordon qu'ils transformeront ensuite en une ceinture abdominale. Donc, pour ces animaux qui réalisent d'emblée une construction liée, le moment précis où ils se mettent à construire représente le point de départ réel de l'édification des fondations du fourreau.

b) *Les animaux ne réalisent pas d'emblée une construction liée.*

Au moment où, par ses mouvements, l'animal donne l'impression de commencer à construire, nous constatons que dans bien des cas

il n'accomplit que certains seulement des actes simples précédemment définis ; ce sont alors les actes d'amassement, de prise et de déplacement. Là encore, les conduites individuelles diffèrent plus ou moins profondément les unes des autres. En effet, nous remarquons que les animaux peuvent exécuter les mouvements des séquences *ART*, A_1RT ou *ART'*. Mais de plus nous constatons assez souvent que, dans les séquences en question, les mouvements des pattes de l'un ou de l'autre type sont à peine ébauchés, ce qui a normalement des conséquences importantes sur les résultats du comportement des animaux. En effet, si les mouvements *T* (ou *T'*) font défaut, la larvule laisse retomber devant elle l'élément qu'elle aurait pu préalablement saisir. Si les mouvements *R* sont à peine ébauchés, l'animal ne saisit aucun élément. Dans ces cas, les mouvements *T* (ou *T'*) n'ont aucun rôle visible, ou bien ils servent à déplacer quelques éléments parmi ceux qui auraient été préalablement amassés. Enfin, si ce sont les mouvements *A* (ou A_1) qui font défaut, l'acte d'amassement n'ayant pas lieu, les animaux ont alors peu de « chances » de pouvoir saisir un élément au cours des mouvements *R*.

Dans tous les cas mentionnés ici, les animaux répètent au moins deux à cinq fois la série de mouvements qu'ils viennent d'effectuer. Mais en général le comportement de ces larvules ne tarde pas à se modifier, et de telle façon qu'elles se mettent bientôt à réaliser une construction liée. Les modifications du comportement de ces animaux peuvent apparaître d'une manière soudaine ou, au contraire, intervenir progressivement. Voici en tout cas le sens dans lequel ces modifications se produisent :

— Si, dans la séquence initiale, certains mouvements des pattes (du type *A*, *R*, ou *T*) sont à peine ébauchés, nous les voyons bientôt prendre de l'importance.

— Si l'animal effectue au début les mouvements d'une séquence *ART* ou A_1RT ou *ART'*, son comportement se modifie de telle manière qu'il exécute bientôt, et selon le cas, une séquence *AR*-(*RS*)-(*RF*)*T* ou A_1*R*-(*RS*)-(*RF*)*T* *ou* *AR*-(*RS*)-(*RF*)*T'*.

— Mais nous observons également des cas où les animaux qui exécutent des séquences *ART* ou des séquences *ART'* modifient leur comportement de telle sorte qu'ils effectuent peu après les mouvements d'une séquence A_1*R*-(*RS*)-(*RF*)*T*.

*
* *

Lorsque tous ces animaux commencent à travailler, les résultats de leur comportement sont très différents selon les cas. Certains se mettent à constituer un tas ou à creuser une galerie, tandis que d'autres n'amorcent aucune construction. De plus, quand ces ani-

maux commencent à présenter une activité de filage, ils peuvent édifier au début une construction liée (ébauche d'un tas ou d'une galerie) qui ne sera pas intégrée aux véritables fondations.

Donc, pour les animaux qui ne réalisent pas d'emblée une construction liée, le moment où ils présentent les premiers mouvements de construction précède en général le début réel de l'édification des fondations du fourreau.

2) Le comportement des animaux pendant la construction des differents types de fondations du fourreau

Nous étudierons en premier lieu le comportement des larvules pendant la réalisation de la ceinture abdominale et nous nous occuperons secondairement des autres types de constructions : galerie, tas et abri-grossier.

a) *La construction d'une ceinture abdominale.*

Rappelons que pour réaliser une ceinture abdominale, l'animal construit tout d'abord un cordon à l'aide de quelques éléments qu'il relie lâchement entre eux par des fils de soie et qu'ensuite il dispose et ferme ce cordon autour du premier segment de son abdomen.

L'analyse des comportements pendant l'édification de la ceinture abdominale nous a conduit à distinguer trois principales méthodes de construction de ce type de fondations du fourreau. Chaque méthode est essentiellement caractérisée par la séquence de comportement que l'animal répète tout au long de la construction du cordon et durant une partie au moins du processus de ceinturage.

Nous présenterons chaque procédé de construction à l'aide d'un tableau dans lequel nous indiquerons les phases successives du comportement de l'animal ainsi que le (ou les) mouvements correspondant à chacune d'elles.

Une première méthode est caractérisée par l'intervention de la seule séquence A_1R-(RS)-$(RF)T$ que l'animal répète tout au long du processus de construction de la ceinture abdominale. Dans ce cas, la larvule maintient tout d'abord le cordon devant elle ; ensuite, elle lui fait subir un déplacement dorsoventral par rapport à son corps (tableau X, fig. 12).

Une seconde méthode est caractérisée par le fait que l'animal commence par exécuter plusieurs séquences AR-(RS)-$(RF)T$ consécutives. Il construit alors un cordon qu'il maintient devant lui, puis il effectue une culbute par-dessus celui-ci. Ensuite, certains mouvements de l'animal se modifient, et ce dernier se met à exécuter plusieurs séquences A_1R-(RS)-$(RF)T$ au cours desquelles il achève la réalisation de la ceinture abdominale (tableau XI, fig. 13).

Phases successives du comportement	Mouvements correspondants
— *L'animal présentant une torsion du corps qui se développe alternativement vers la droite et vers la gauche,* attire à lui des éléments situés sur l'un de ses côtés puis sur l'autre. Il saisit successivement plusieurs éléments (4 à 6 en général), qu'il relie lâchement entre eux par de longs fils de soie. *Il construit alors un cordon qu'il maintient devant lui au niveau de son premier segment abdominal et qu'il allonge par les deux extrémités.*	4 à 6 séquences $A_1 R — (RS) — (RF) T$
— L'animal allonge encore le cordon en y ajoutant 3 ou 4 éléments. Mais maintenant *les torsions du corps s'accentuent de plus en plus ; elles provoquent des pivotements de l'animal par rapport au cordon.* Finalement :	3 ou 4 séquences $A_1 R — (RS) — (RF) T$
— L'animal pivote sur lui-même vers la droite (ou la gauche) et de telle manière que *le cordon vient au contact de la face dorsale du premier segment abdominal.*	1
— *Les pattes droites* (ou gauches) *viennent saisir l'extrémité du cordon* au niveau du premier segment abdominal ; elles *déplacent* alors cette extrémité *dorsoventralement* par rapport au corps.	n A_1
— Légère modification posturale du corps et des pattes	2—3
— *Les pattes droites et gauches commencent à rapprocher l'une de l'autre les 2 extrémités du cordon*	p R
	4
— L'animal présente un court soubresaut	1—2—3
— Il arrache quelques particules au cordon	p' R et q S
— Il présente un nouveau soubresaut	1—2—3
— *Les pattes achèvent de rapprocher l'une de l'autre les 2 extrémités du cordon qui sont alors réunies* par 2 ou 3 fils de soie. L'animal réalise ainsi sa *ceinture abdominale.*	p'' R et r F
— L'animal se redresse légèrement	4

TABLEAU X. — Construction de la ceinture abdominale par déplacement dorsoventral du cordon — Séquence $A_1 R — (RS) — (RF) T$.

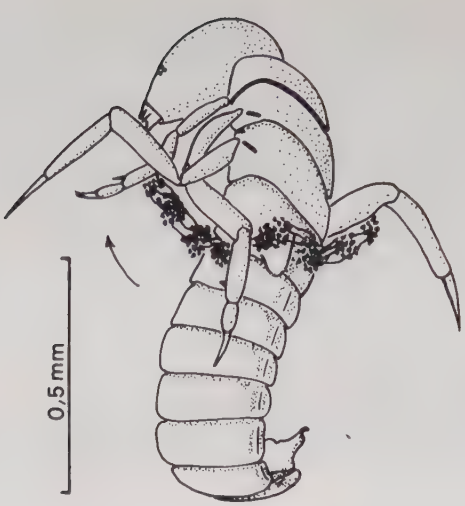


Fig. 12. — *Premier mode de ceinturage : déplacement dorsoventral du cordon par les mouvements A_1. Séquences* A_1R — (RS) — (RF) T.

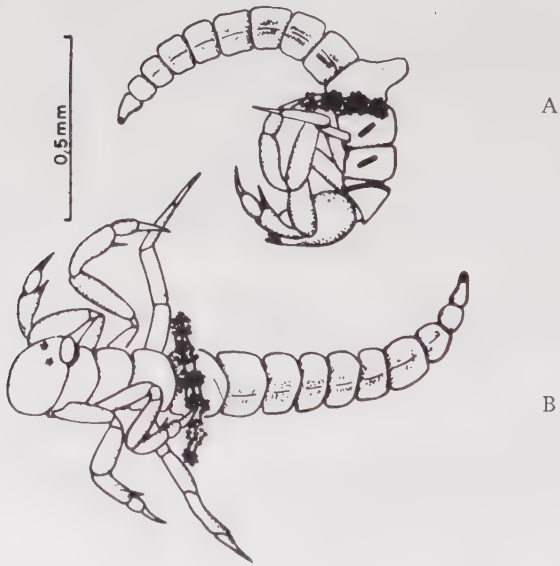


Fig. 13. — *Deuxième mode de ceinturage : A : l'animal culbute par-dessus le cordon : séquence* AR — (RS) — (RF) T ; *B : une fois sur le dos, il achève la construction de la ceinture abdominale à l'aide de séquences* A_1R — (RS) — (RF) T.

Phases successives du comportement	Mouvements correspondants
— L'animal attire à lui des éléments situés devant lui. Il saisit successivement plusieurs éléments (4 à 6 en général) qu'il relie lâchement entre eux par de longs fils de soie. (Remarquons que *les mouvements alternatifs d'extension et d'incurvation du corps provoquent de légères torsions abdominales*). Il construit alors *un cordon qu'il maintient devant lui au niveau de son premier segment abdominal et qu'il allonge par les deux extrémités.*	4 à 6 séquences $AR — (RS) — (RF)\ T$
— L'animal allonge encore le cordon en y ajoutant 3 ou 4 éléments ; *mais ses mouvements d'incurvation du corps courbent de plus en plus son abdomen* : l'animal se déséquilibre et *culbute* la tête la première. *Il se trouve finalement couché sur le dos et placé sous le cordon.* Maintenant :	3 ou 4 séquences $AR — (RS) — (RF)\ T$
— Par un mouvement de torsion, l'animal se couche sur le côté droit (ou gauche),	1
— tandis que d'amples mouvements des pattes droites (ou gauches) tendent à lui faire reprendre sa position habituelle	n A_1
— Légère modification posturale du corps et des pattes	2—3
— puis l'animal saisit un élément	p R
— qu'il adjoint au cordon	$(RS) — (RF)\ T$
— Le précédent comportement se répète 2 ou 3 fois, mais les torsions du corps deviennent de plus en plus accentuées. Finalement :	2 ou 3 séquences $A_1 R — (RS) — (RF)\ T$
— *une forte torsion du corps*	1
— et *d'amples mouvements des pattes font reprendre à l'animal sa position habituelle*. Le cordon se trouve alors au contact des faces dorsale et latérales du premier segment abdominal.	n' A_1
— Légère modification posturale du corps et des pattes	2—3
— Les pattes droites et gauches commencent à rapprocher l'une de l'autre les deux extrémités du cordon.	p' R
— L'animal achève de réaliser sa ceinture abdominale comme dans le premier cas.	$(RS) — (RF)\ T$

TABLEAU XI. — Construction de la ceinture abdominale à la suite d'une culbute de l'animal par-dessus le cordon.
Séquences $AR — (RS) — (RF)\ T$ puis $A_1 R — (RS) — (RF)\ T$.

Phases successives du comportement	Mouvements correspondants
— L'animal attire à lui des éléments situés devant lui, saisit successivement plusieurs éléments (4 à 6 en général) qu'il relie entre eux par de longs fils de soie. *Il construit un cordon, mais le maintient à sa droite* (ou à sa gauche) *et ne l'allonge que par une extrémité. Il déplace plusieurs fois le cordon en direction de son abdomen.*	4 à 6 séquences *AR — (RS) — (RF) T'*
— L'animal adjoint encore 3 ou 4 éléments au cordon ; mais *les déplacements* qu'il fait subir à ce dernier *s'amplifient et s'orientent de plus en plus vers la face dorsale du premier segment abdominal.* Finalement, le cordon passe par-dessus l'abdomen.	3 ou 4 séquences *AR — (RS) — (RF) T'*
— L'animal présente maintenant une *forte torsion du corps par laquelle il pivote sur lui-même et par rapport au cordon.* Le pivotement est tel qu'il accroît les contacts entre le cordon et la face dorsale du corps.	1
— Les pattes droites (ou gauches) *viennent saisir l'extrémité du cordon au niveau du premier segment abdominal ;* elles déplacent alors cette extrémité du cordon *dorsoventralement* par rapport au corps.	n A_1
— Légère modification posturale du corps et des pattes	2—3
— *Les pattes droites et gauches commencent à rapprocher l'une de l'autre les 2 extrémités du cordon.*	p *R*
— *L'animal achève la réalisation de sa ceinture abdominale comme dans le premier cas.*	*(RS) — (RF) T*

TABLEAU XII. — Construction de la ceinture abdominale par déplacement ventrodorsal du cordon.
Séquences *AR — (RS) — (RF) T'* puis $A_1 R$ — *(RS) — (RF) T*.

Une troisième méthode est caractérisée par le fait que l'animal exécute tout d'abord plusieurs séquences *AR*-(*RS*)-(*RF*) *T'* consécutives. Dans ce cas, il construit un cordon qu'il maintient sur l'un des côtés de son corps et qu'en même temps il déplace peu à peu en direction de son abdomen. Lorsque le cordon est parvenu au contact de la face dorsale du premier segment abdominal, certains mouvements de l'animal se modifient. En effet, ce dernier se met à exécuter tout d'abord plusieurs séquences *AR*-(*RS*)-(*RF*) *T'* consécutives qui lui permettent ici encore de réaliser l'achèvement de la ceinture abdominale (tableau XII, fig. 14).

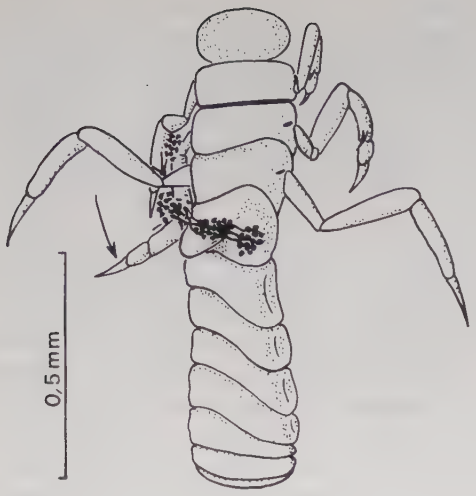


Fig. 14. — *Troisième mode de ceinturage : déplacement ventro-dorsal du cordon par les mouvements* T'. *Séquences* AR — (RS) — (RF) T'.

REMARQUE : Nous avions fait état, à propos des larves de *Limnophilus lunatus*, d'une méthode de construction de la ceinture abdominale au cours de laquelle l'animal se renversait sur le cordon. Nous avons observé ce comportement à plusieurs reprises chez les larvules de *Molanna angustata* et nous avons constaté qu'il se produisait toujours au cours d'une séquence A_1R-(RS)-$(RF)T$. Ce renversement est provoqué par une forte torsion de l'abdomen consécutive au mouvement de redressement du corps (4 + 1). Ce comportement par lequel l'animal se renverse sur le cordon peut intervenir dans l'un quelconque des trois cas que nous avons décrits. Lorsque l'animal est couché sur le dos et placé sur le cordon, il attire à lui les deux extrémités de ce dernier par des mouvements A_1 ; enfin il achève de réaliser la ceinture abdominale de la même manière que celle exposée dans le tableau X. L'analyse des mouvements nous montre donc que dans le cas présent nous n'avons pas affaire à une véritable méthode de construction de la ceinture abdominale, mais seulement à une variante de chacune des trois méthodes que nous avons décrites.

Nous constatons donc que si les animaux peuvent se comporter différemment lorsqu'ils construisent un cordon et commencent à le disposer autour de leur corps, ils exécutent finalement de façon obligatoire une ou plusieurs séquences A_1R-(RS)-$(RF)T$ pour achever la réalisation de leur ceinture abdominale.

b) *La construction d'une galerie.*

Lorsque les animaux creusent une galerie, ils exécutent plusieurs fois consécutives soit une séquence *ART*, soit une séquence *AR*-(*RS*)-(*RF*)*T*. Dans le premier cas, tous les éléments de la paroi de la galerie demeurent indépendants les uns des autres ; dans le second cas, certains de ces éléments se trouvent lâchement reliés entre eux par quelques fils de soie.

Quand ils entreprennent la formation d'une galerie, les animaux se mettent à creuser devant eux à l'aide des mouvements *A* et des mouvements *T* — parfois, ils commencent en même temps à constituer un tas —. Pendant les cinq ou six premières répétitions de la séquence initiale, l'abdomen présente une légère incurvation ventrale ; mais la courbure de l'abdomen va s'accentuer de plus en plus au cours des répétitions suivantes de la même séquence. Ceci est dû à un renforcement progressif du mouvement de flexion et d'incurvation du corps (2 + 3). En raison de la modification posturale de leur corps, les animaux se déséquilibrent bientôt vers l'avant et culbutent la tête la première. Pendant et après leur renversement les animaux continuent à creuser, tout d'abord verticalement, puis horizontalement dès qu'ils sont sur le dos. C'est alors qu'ils percent une galerie. Celle-ci se trouve située sous l'emplacement que l'animal occupait initialement (fig. 10 C, p. 56).

Dans quelques cas les animaux qui se sont mis à creuser s'enfouissent directement sans culbuter. Nous constatons alors que leur abdomen initialement incurvé se redresse peu à peu. Ceci est dû à l'apparition d'une légère prépondérance du mouvement de redressement du corps (4 + 1) sur celui de flexion et d'incurvation (2 + 3) au cours des séquences successives.

c) *La construction d'un tas* (fig. 15, ci-dessous).

Lorsque les animaux édifient un tas, ils exécutent, là encore, à plusieurs reprises soit une séquence *ART*, soit une séquence *AR*-(*RS*)-(*RF*) *T*. Dans le premier cas, le tas est constitué d'éléments simplement rassemblés et accumulés sous la face ventrale du corps de l'animal ; dans le second cas, les éléments du tas, ou du moins certains d'entre eux, sont reliés les uns aux autres par quelques fils de soie.

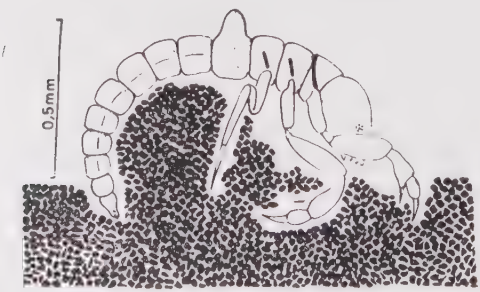


Fig. 15. — *Construction d'un tas. Séquences* ART *ou* AR — (RS) — (RF) T.

Plus les répétitions de la séquence de comportement sont nombreuses et plus le tas devient volumineux. Mais les dimensions de ce dernier dépendent également de l'importance des différents mouvements des pattes. Ainsi, le volume du tas est proportionnel au nombre des mouvements *A*, dans chaque séquence. Par contre, si les mouvements *T* sont importants, les éléments accumulés peu à peu se trouvent plus ou moins dispersés.

d) *La construction d'un abri-grossier.*

Nous ne nous attarderons pas sur la construction des abris-grossiers car elle ne fait pas intervenir de phases de comportement différentes de celles que nous avons déjà décrites.

Pour construire un abri-grossier, les animaux utilisent les mêmes séries de mouvements que celles qui leur permettent de réaliser les autres types de constructions. Toutefois remarquons que les mouvements des pattes sont souvent gênés et déformés en raison des grandes dimensions des éléments de construction.

Les séquences de comportement que nous avons pu observer pendant la réalisation de divers abris-grossiers sont les suivantes :

— séquences *ART*, A_1RT ou *ART'* dans les cas où les éléments demeurent indépendants les uns des autres.

— séquences *AR*-(*RS*)-(*RF*)*T*, A_1R-(*RS*)-(*RF*)*T* ou *AR*-(*RS*)-(*RF*)*T'* dans les cas où les éléments sont reliés entre eux par quelques fils de soie.

e) *Remarques importantes concernant le comportement de l'ensemble des individus de la ponte.*

Nous avons défini certaines méthodes de construction et montré les étapes successives de l'édification des fondations du fourreau dans les principaux cas observés. Mais nous avons constaté qu'en réalité le comportement de chaque individu n'est jamais exactement semblable à celui de l'un ou de l'autre de ses congénères. A ce sujet, l'exemple de la construction de la ceinture abdominale nous semble illustrer parfaitement la multiplicité des conduites individuelles.

Nous avons indiqué trois méthodes de construction de la ceinture abdominale et nous avons montré que dans tous les cas les dernières étapes du processus de ceinturage étaient réalisées par l'intervention des mouvements d'une ou de plusieurs séquences A_1R-(*RS*)-(*RF*)*T*. Mais dans les cas où les animaux répètent des séquences *AR*-(*RS*)-(*RF*)*T* ou des séquences *AR*-(*RS*)-(*RF*)*T'* pour confectionner leur cordon, le moment où les séquences A_1R-(*RS*)-(*RF*)*T* apparaissent dans le processus de construction est extrêmement variable.

Ainsi certains individus qui commencent à construire un cordon en exécutant plusieurs séquences *AR*-(*RS*)-(*RF*)*T* modifient soudain

leur comportement et poursuivent la réalisation du cordon en effectuant des séquences A_1R-(RS)-$(RF)T$. Dans ce cas, il ne se produit pas de culbute de l'animal et le ceinturage est obtenu de la même façon que dans le tableau X, p. 65. Lorsque les larvules confectionnent leur cordon en exécutant plusieurs séquences AR-(RS)-$(RF)T'$, il semble, d'après le tableau XII, p. 68, que les séquences A_1R-(RS)-$(RF)T$ interviennent au moment où le cordon est parvenu au contact de la face dorsale du premier segment abdominal. En fait le déclenchement des dernières séquences peut se produire avant que la prise de contact en question ait lieu, ou coïncider avec elle, ou encore la suivre avec un certain retard.

II. — ETUDE DE LA CONSTRUCTION DU FOURREAU PROPREMENT DIT

A. — OBSERVATIONS GENERALES SUR LE FOURREAU ET L'ACTIVITE DES LARVULES.

1) Description du fourreau.

Un examen attentif du fourreau nous permet de distinguer plusieurs segments plus ou moins différents les uns des autres par leur morphologie et par leur structure.

Le premier segment du fourreau (fig. 16 A, ci-contre) qui est construit directement au contact des fondations a une forme grossièrement cylindrique et une structure irrégulière. Sa paroi est en général constituée par un assemblage de particules végétales détritiques (on observe cependant dans quelques cas de petits grains de sable épars). La taille des éléments est, comme pour la ceinture, de l'ordre de 0,1 millimètre. Les premiers éléments de la paroi sont disposés d'une manière quelconque et sont reliés très sommairement entre eux par deux ou trois fils de soie posés au hasard. Ceux que l'animal adjoint ensuite à la construction sont mis en place d'une façon plus précise (diminution des interstices entre les éléments) et fixés les uns aux autres par un plus grand nombre de fils de soie (une dizaine à une vingtaine de fils). Ce premier segment du fourreau recouvre sensiblement tout d'abdomen.

Le deuxième segment (fig. 16 A et E, ci-contre) diffère du précédent par sa forme et par sa structure. Sa section est tout d'abord cylindrique, mais elle devient peu à peu elliptique en raison de l'apparition d'un léger évasement au niveau des parties latérales. Ce deuxième segment du fourreau présente une légère incurvation ventrale ; de plus la partie ventrale de son bord antérieur se trouve bientôt en retrait par rapport à la partie dorsale (fig. 16 A, ci-contre). La paroi du fourreau n'est plus alors constituée de particules détritiques comme celle du premier segment, mais elle est habituellement

formée par un assemblage de grains de sable. (Cependant on observe parfois des fragments végétaux épars). Les dimensions des éléments varient entre 0,1 et 0,2 millimètre environ. Les plus grands d'entre eux sont caractérisés par leur faible épaisseur et présentent deux faces à peu près planes et parallèles. Ces derniers sont mis en place sur la construction de manière à occuper une surface maximum

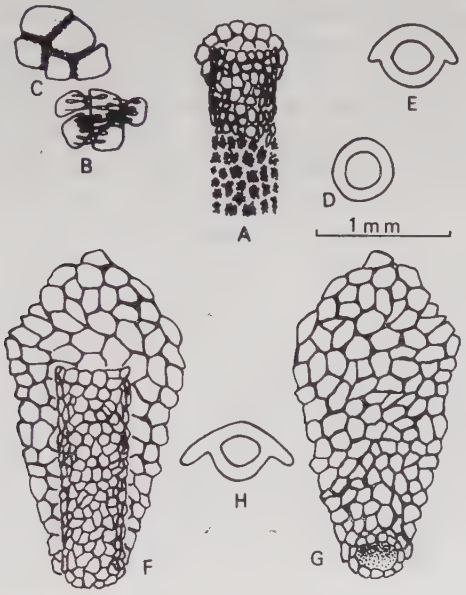


Fig. 16 — *Le fourreau de* Molanna angustata.

A, B, C, D, E, : le premier fourreau construit. — B et C aspect structural de la paroi au début et vers la fin du deuxième segment du fourreau — D et E : coupe transversale des régions postérieure et antérieure.

F, G, H : le premier fourreau spécifique — F : vue ventrale — G : vue dorsale — H : coupe transversale.

(orientation tangentielle des faces planes) et sont localisés au niveau de la partie dorsale de la paroi. Tous les éléments sont disposés les uns par rapport aux autres de façon à ne laisser entre eux que de très faibles interstices ; chacun d'eux est relié à ses voisins par une vingtaine ou une trentaine de fils de soie posés déjà avec une bonne régularité.

Lorsque la longueur de l'ensemble des deux premiers segments du fourreau dépasse légèrement celle du corps de la larvule, cette dernière élimine, par une section annulaire, la totalité des fondations du fourreau (ceinture abdominale, galerie ou abri-grossier).

Au niveau du dernier segment du fourreau les caractères morphologiques et structuraux que nous venons de mentionner ne font que s'accentuer. Le rayon de courbure du tube demeure sensiblement le même. Par contre, l'évasement des parties latérales de la paroi s'amplifie. De plus, sur les parties latérales apparaissent deux expansions symétriques qui représentent des prolongements de la partie dorsale de la paroi. Tout d'abord courtes, ces expansions débordent bientôt largement par rapport à la partie ventrale de la paroi du fourreau (fig. 16, p. 73). C'est en raison de ces expansions latérales que le fourreau des larves de *Molanna* a été comparé à un bouclier ou à un écusson. La partie dorsale du bord antérieur du fourreau avance de plus en plus par rapport à la partie ventrale. Les éléments de construction sont toujours des grains de sable. Les plus petits d'entre eux (0,1 millimètre) demeurent massifs ; les autres dont les dimensions peuvent atteindre 0,4 millimètre présentent deux faces planes, parallèles. La face dorsale du fourreau (parties dorsale et latérales de la paroi) renferme principalement de grands éléments, la face ventrale n'est constituée que de petits éléments. Tous ces éléments sont étroitement jointifs et solidement reliés entre eux par des fils de soie très denses posés avec précaution au niveau des zones de contact.

Au fur et à mesure de l'allongement du fourreau par son extrémité antérieure, ses segments postérieurs, qui ne possèdent pas la morphologie et la structure spécifiques, se trouvent peu à peu éliminés par trois ou quatre sections annulaires successives. L'orifice postérieur du fourreau provisoire est orienté perpendiculairement à son grand axe. Celui du fourreau définitif sera situé à l'extrémité de la face dorsale (fig. 16 G, p. 73).

En ce qui concerne le revêtement soyeux de la face interne de la paroi du fourreau, nous devons signaler son absence au niveau du premier segment construit et préciser qu'il commence à apparaître au niveau du second segment et qu'il devient de plus en plus important sur le fourreau définitif.

2) Données générales concernant la construction du fourreau.

Pour édifier la paroi de son fourreau, la larvule assujettit un à un les éléments sur l'édifice. Mais elle procède différemment selon le segment qu'elle est en train de bâtir. Son travail qui semble relativement simple au début de la construction devient par la suite de plus en plus complexe.

Lorsque l'animal construit le premier segment de son fourreau, beaucoup de ses mouvements sont très rapides : il pose les éléments successifs selon une cadence accélérée (toutes les cinq à dix secondes). Ensuite, et bien que ses mouvements ne se ralentissent pas, il consacre un peu plus de temps à la pose et à la fixation de chaque élément (vingt à trente secondes).

Quand l'animal bâtit le second segment de son fourreau, il recherche plus ou moins longtemps chaque élément de construction (quelques secondes à plus d'une minute) ; il procède par essais successifs avant de mettre l'élément définitivement en place sur le bord du fourreau ; enfin il fixe le premier sur le second par d'assez nombreux fils de soie. Le travail effectué vis-à-vis de chaque élément dure de une à trois minutes.

Dans la majorité des cas, l'animal ne se déplace pas tant qu'il n'a pas réalisé un étui le recouvrant totalement et qu'il n'a pas éliminé les fondations du fourreau. Il ne s'interrompt généralement pas pendant la période durant laquelle il construit le premier et le début du deuxième segment. Il marque ensuite, à certains moments, de brefs temps d'arrêt (cinq secondes au maximum). A d'autres moments, il cesse de construire pour poser des fils de soie sur la face interne de la paroi du fourreau (pendant trente à soixante secondes).

Depuis le point de départ de la construction jusqu'à la réalisation d'un étui enveloppant la totalité du corps de la larvule, il s'écoule de trois quarts d'heure à une heure environ.

Lorsque l'animal a éliminé les fondations de son fourreau, il se remet aussitôt à construire, ou bien il commence à se déplacer. De toute manière, le fourreau sera bâti à présent au cours de plusieurs périodes de construction de durée très variable. Le travail effectué maintenant par l'animal apparaît complexe par le fait qu'il « recherche » plus ou moins longtemps chaque élément, qu'il lui fait subir une certaine préparation, qu'il le pose et le fixe avec une grande précision. Le travail nécessité par chaque élément dure de cinq à dix minutes.

Le fourreau définitif (ou spécifique) n'est achevé que deux ou trois jours après le début de la construction.

Nous avons vu que quand la larvule construisait le second segment de son fourreau, elle en interrompait de temps à autre l'édification pour poser des fils de soie sur la face interne de la paroi. Mais la formation du revêtement soyeux interne est essentiellement réalisée au cours de périodes de filage qui interviennent en dehors des périodes de construction de la paroi.

B. — ANALYSE DES COMPORTEMENTS PENDANT LA CONSTRUCTION DU FOURREAU.

Nous étudierons le comportement de l'animal lors de la construction des différents segments du fourreau, puis quand il sectionne la partie postérieure de son habitacle et enfin lorsqu'il pose le revêtement soyeux interne.

Nous venons de mettre en évidence les différences morphologiques et structurales entre les parties successives du fourreau et nous avons insisté sur le fait que ces différences étaient liées à des

modifications dans la façon de construire des larvules. Afin de préciser ces affirmations, nous nous proposons maintenant d'étudier l'animal au cours de son travail, et pour pouvoir comparer ses comportements successifs, nous analyserons les phases correspondant à l'adjonction d'un nouvel élément de construction à chacun des segments du fourreau.

1) Comportement au début de la construction du fourreau.

Nous avons constaté qu'au début de l'édification de son fourreau, l'animal exécute les mouvements d'une séquence *AR-(RS)-(RF)T* à chaque fois qu'il adjoint un élément à sa construction.

Les différentes phases du comportement de l'animal sont exposées dans le tableau XIII, ci-dessous.

Phases successives du comportement	Mouvements correspondants
L'animal se déplace vers l'avant par rapport .... a la construction et adopte la posture préparatoire aux mouvements A.	1
— *Il attire à lui quelques éléments*	n *A*
— Il adopte la posture préparatoire aux mouvements *R*	2—3
— Il *saisit un élément* et le fait tournoyer	p *R*
	4
— Il présente un court soubresaut	1—2—3
— Il fait tournoyer l'élément et *coupe* les liens le retenant à d'autres	p' *R* et q *S*
	4
Il se déplace vers l'arrière par rapport a la construction. En même temps, il pivote sur lui-même *L'élément tenu par les pattes vient alors au contact du bord antérieur de la construction.*	1—2—3
-- *Il fixe l'élément sur la construction* ..... par 2 ou 3 longs fils de soie. Pendant ce temps, brèves prises de contact des pattes avec l'élément et le bord de la construction.	p'' *R* et r *F*
— Il adopte la posture préparatoire aux mouvements T	4
— Il effectue quelques mouvements brefs sans rôle particulier.	s *T*

Tableau XIII. — Adjonction d'un élément au début de la construction du premier segment du fourreau : *Séquence de comportement constructeur initial.*

Le tableau XIII nous montre qu'à chaque fois que l'animal adjoint un élément à sa construction, il accomplit plusieurs actes simples, successifs. Ces actes, peu différents de ceux qui caractérisent l'édification des fondations du fourreau, sont dans un ordre logique les suivants :

— *Amassement* de plusieurs éléments du substrat.

— *Prise* d'un élément.

— *Cisaillement* des liens retenant l'élément à d'autres.

— *Mise en place* de l'élément sur la construction.

— *Fixation* de l'élément à la construction par de la soie.

Nous tenons en outre à insister dès maintenant sur le fait que l'animal se déplace tout d'abord vers l'avant puis vers l'arrière par rapport à sa construction, au cours de chaque séquence.

La séquence décrite dans le tableau ci-dessus caractérise le travail de l'animal au début de l'édification du fourreau proprement dit ; nous la nommerons par la suite, *séquence de comportement constructeur initial.*

2) Comportement vers la fin de la construction du premier segment du fourreau.

Lorsque la larvule a disposé trois ou quatre rangées d'éléments sur sa construction, elle modifie sensiblement sa façon de travailler. Elle exécute toujours les mêmes actes simples, successifs mais s'attarde un peu plus qu'au début sur chacun d'eux. Nous la voyons alors répéter deux ou trois fois certains enchaînements de mouvements (tableau XIV, p. 78).

3) Comportement pendant la construction du second segment du fourreau.

Initialement les différentes phases du travail de l'animal se succédaient très rapidement, si bien que l'observateur avait parfois du mal à les distinguer les unes des autres. Maintenant ces phases s'individualisent et deviennent toutes parfaitement visibles. Nous constatons alors que les actes successifs de la construction ne sont plus aussi simples qu'au début, et de plus nous devons attribuer une signification nouvelle à certains d'entre eux. Nous désignerons ces actes comme suit :

— *Choix* de l'élément

— *Préparation* de l'élément

— *Mise en place* de l'élément sur la construction

— *Fixation* de l'élément sur la construction.

Phases successives du comportement	Mouvements correspondants
L'ANIMAL SE DEPLACE VERS L'AVANT PAR RAPPORT AU FOURREAU	1 ← — — —

Mais le comportement de l'animal continue à se modifier pendant l'édification du second segment de fourreau. Bien que progressives, ces modifications sont très profondes. Ainsi, les actes précédemment définis deviennent de plus en plus complexes.

Malgré tout l'animal exécute toujours les mêmes mouvements types, ceux qui interviennent dans la séquence *AR*-(*RS*)-(*RF*)*T*. Mais nous constatons que ces mouvements se transforment peu à peu et se diversifient. Nous remarquons en outre que l'animal répète de plus en plus longtemps certains enchaînements de mouvements. En même temps, les mouvements alternatifs des appendices se multiplient dans les enchaînements, au cours des séquences successives.

Il résulte de tout cela que les séquences de comportement diffèrent considérablement les unes des autres du début à la fin de la construction du second segment du fourreau ; ces différences tiennent à la durée des actes successifs et aux modalités d'exécution de chacun d'eux. Les premières séquences sont assez comparables à celles qui caractérisent l'édification du premier segment tandis que les dernières annoncent par leurs caractères celles qui permettent à l'animal de confectionner son fourreau définitif, et que nous présentons ultérieurement.

La description que nous donnons dans le tableau XV correspond à une des séquences de comportement exécutées au cours de la réalisation de la partie moyenne du second segment du fourreau.

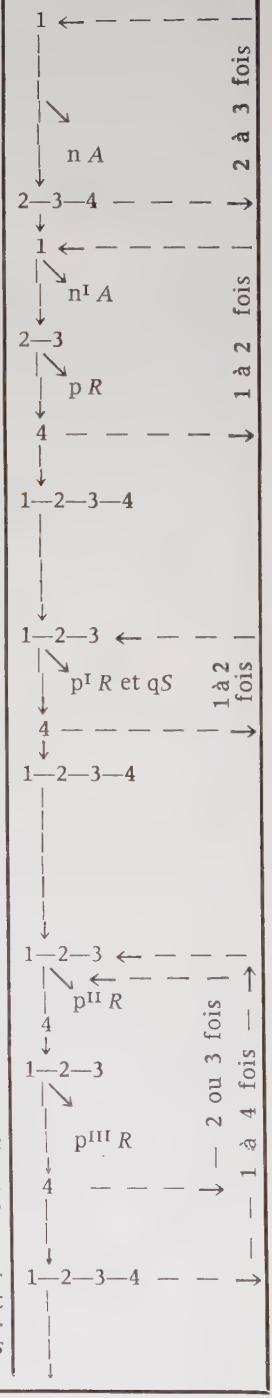
4) Comportement pendant la construction du fourreau définitif.

Chaque fois que l'animal adjoint un nouvel élément à son fourreau définitif, il accomplit un travail toujours caractérisé par l'exécution des quatre actes successifs précédemment définis. Mais maintenant chacun de ces actes est devenu particulièrement complexe.

Nous retrouvons toujours les mêmes mouvements types mais ils présentent des variations de détail quasi continuelles. Dans chaque séquence de comportement, les enchaînements de mouvements sont devenus très nombreux. Rappelons que chaque séquence dure maintenant 5 à 10 minutes.

Les différentes phases du comportement de l'animal sont exposées dans le tableau XVI.

Cette séquence de comportement constructeur caractérise le travail que l'animal accomplit, quand il édifie son fourreau définitif ; nous la nommerons par la suite : *séquence de comportement constructeur définitif* (ou *spécifique*).

Phases successives du comportement	Mouvements correspondants
L'ANIMAL SE DÉPLACE VERS L'AVANT PAR RAPPORT AU FOURREAU	
CHOIX DE L'ELEMENT	
— Il amasse des éléments en s'interrompant 2 ou 3 fois	
— pour effectuer un soubresaut	
— Il amasse encore des éléments, mais maintenant	
— Il en saisit un qu'il peut relâcher ..... *Cette phase de comportement se répète 1 ou 2 fois avant qu'un élément soit définitivement retenu.*	
L'ANIMAL EFFECTUE UN PREMIER RETRAIT VERS L'INTÉRIEUR DU FOURREAU	
PREPARATION DE L'ELEMENT	
— Il présente un soubresaut et	
— fait tournoyer l'élément tout en arrachant les particules collées à sa surface. L'animal s'interrompt 1 ou 2 fois pour effectuer un soubresaut ..	
L'ANIMAL EFFECTUE UN SECOND RETRAIT VERS L'INTÉRIEUR DU FOURREAU : L'élément vient au contact du fourreau.	
MISE EN PLACE DE L'ELEMENT	
— Par un soubresaut, il écarte l'élément du fourreau	
— puis il le fait tournoyer	
— Par un autre soubresaut, il pose à nouveau l'élément sur le fourreau, et	
— ses pattes ont plusieurs prises de contact avec l'un et l'autre ..... *Le précédent comportement se répète, et l'élément est posé 2 ou 3 fois au même endroit, mais selon différentes orientations.*	
— Parfois, écartant encore l'élément, il pivote sur lui-même et pose ce dernier en un autre endroit *Il peut ainsi présenter l'élément en 2, 3, 4 endroits et en chacun d'eux selon différentes orientations.*	

(SUITE DU TABLEAU DE LA PAGE 80)

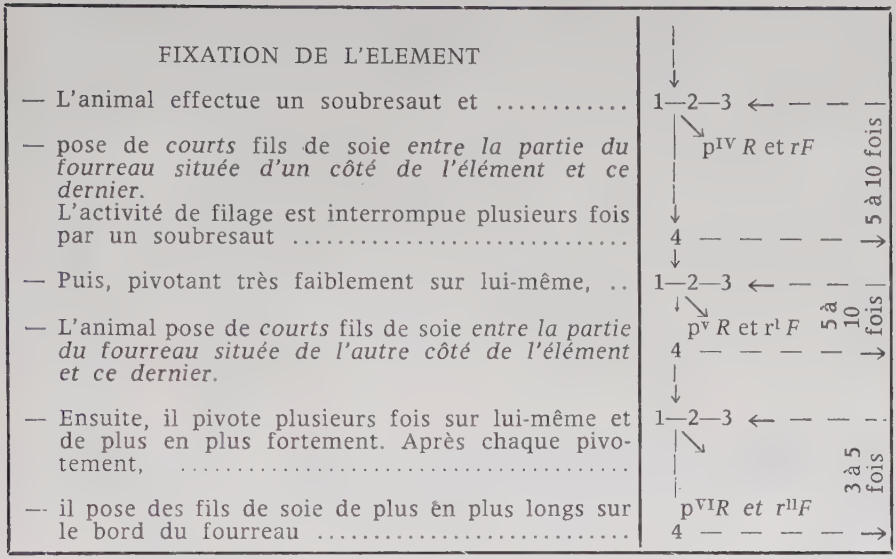
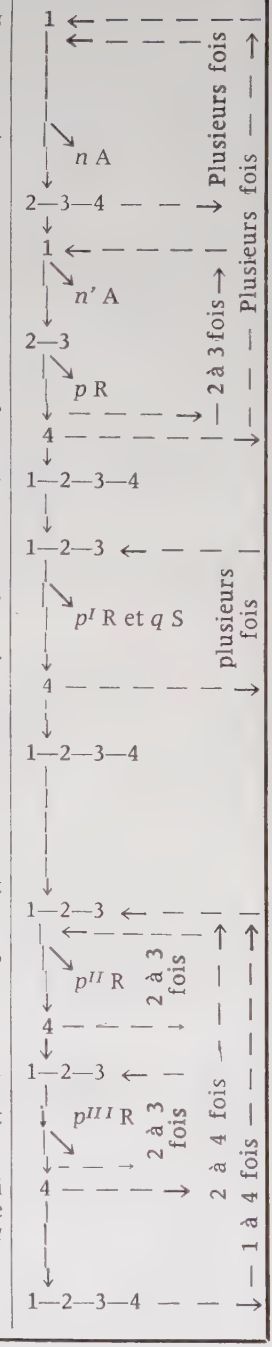


TABLEAU XV. — Adjonction d'un élément à la partie moyenne du second segment du fourreau.

Phases successives du comportement	Mouvements correspondants
L'ANIMAL SE DÉPLACE VERS L'AVANT PAR RAPPORT AU FOURREAU.	
CHOIX DE L'ELEMENT	
— Il amasse des éléments, mais s'interrompt plusieurs fois	
— pour présenter un soubresaut	
Puis à 2 ou 3 reprises,	
— il amasse des éléments et	
— peut en saisir un qu'il relâche	
L'ensemble des phases précédentes se répète plusieurs fois avant qu'un élément ne soit retenu.	
L'ANIMAL EFFECTUE UN PREMIER RETRAIT VERS L'INTÉRIEUR DU FOURREAU	
PREPARATION DE L'ELEMENT	
— Il fait tournoyer l'élément tout en arrachant les particules collées à sa surface	
— Il s'interrompt plusieurs fois pour présenter un soubresaut	
L'ANIMAL EFFECTUE UN SECOND RETRAIT VERS L'INTÉRIEUR DU FOURREAU.	
L'élément vient au contact du fourreau.	
MISE EN PLACE DE L'ELEMENT	
— Maintenant, à chaque fois qu'il écarte l'élément du fourreau, ...	
— il le fait tournoyer, mais s'interrompt 2 ou 3 fois	
— pour présenter un soubresaut	
— A chaque fois qu'il pose l'élément sur le fourreau	
— ses pattes ont de nombreuses prises de contact avec l'un et l'autre. Mais	
— l'animal présente encore des soubresauts qui interrompent les mouvements des pattes. De plus, *l'élément est posé de différentes façons au même endroit*	
— Enfin, l'animal pouvant pivoter plusieurs fois ..	

(SUITE DU TABLEAU DE LA PAGE 82)

présente alors l'élément en divers endroits du fourreau ; en chacun d'eux, il le pose selon différentes orientations.

FIXATION DE L'ELEMENT

— L'animal présente un soubresaut et .....

— pose des fils de soie *entre la partie du fourreau sur laquelle repose l'élément et ce dernier.* Les fils, *très courts, sont disposés parallèlement à l'axe du fourreau.* L'activité de filage est interrompue plusieurs fois par un soubresaut de l'animal .....

— Ensuite, ...

— l'animal fixe l'élément au fourreau *par la droite* puis *par la gauche.* Les fils de soie, *très courts, sont disposés perpendiculairement à l'axe du fourreau.*
L'activité de filage est interrompue plusieurs fois par un soubresaut de l'animal .....

— Enfin, l'animal pivote plusieurs fois sur lui-même, et de plus en plus fortement. Après chaque pivotement, ...

— il pose des fils de soie de *plus en plus longs* sur le bord du fourreau .....

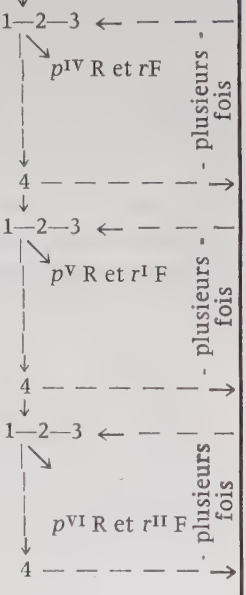


TABLEAU XVI. — Adjonction d'un élément au fourreau définitif. *Séquence de comportement constructeur définitif ou spécifique.*

REMARQUE CONCERNANT LES DEPLACEMENTS DE L'ANIMAL PAR RAPPORT AU FOURREAU ET A L'INTERIEUR DE CELUI-CI.

Nous avons vu que lorsque l'animal construisait son fourreau, il effectuait de nombreux déplacements linéaires vers l'avant ou vers l'arrière ainsi que des rotations à l'intérieur de son abri. Nous avons indiqué que ces déplacements résultaient de l'exécution des mouvements alternatifs du corps dont l'enchaînement reste constant (enchaînement fondamental) mais dont le détail varie selon les cas. Mais nous devons préciser que ces déplacements à l'intérieur du fourreau ne sont rendus possibles que par l'intervention de mouvements alternatifs des mamelons et des appendices anaux combinés à ceux du corps.

En effet, pendant l'un des mouvements du corps, les mamelons se rétractent (et perdent leurs contacts avec la construction), tandis que les crochets anaux s'écartent l'un de l'autre et s'agrippent au fourreau. Pendant l'autre mouvement du corps, les mamelons se dilatent et adhèrent au fourreau tandis que simultanément les appendices anaux se contractent et lâchent prise momentanément pour s'agripper ensuite à un endroit différent de la paroi.

5) L'élimination de la partie postérieure de la construction.

Rappelons que pour éliminer la partie postérieure de sa construction, l'animal effectue tout d'abord un tête-à-queue à l'intérieur de son fourreau et en sectionne ensuite la paroi par une incision annulaire. Lorsque ce travail est terminé, l'animal reprend, par un nouveau tête-à-queue, son orientation habituelle dans le fourreau.

Nous analyserons donc, dans ce qui suit, le comportement de l'animal au cours des deux opérations tête-à-queue et section.

a) *Le tête-à-queue.*

Lorsque l'animal effectue un tête-à-queue, il exécute successivement quatre mouvements du corps ; les différentes phases de son comportement sont les suivantes :

— Un premier mouvement provoque un léger redressement du corps. La tête et le thorax émergent alors du fourreau.

— Un second mouvement provoque le reploiement ventral du corps : la tête et le thorax fléchissent sur l'abdomen et commencent à s'introduire dans le fourreau.

— Un troisième mouvement tend à provoquer l'enroulement ventral de l'abdomen, enroulement rendu malaisé par l'exiguïté de l'espace dont l'animal dispose. L'abdomen se dégage de la profondeur du fourreau.

— Un quatrième mouvement redresse le corps de l'animal et provoque son extension. Les crochets anaux s'étant au préalable fixés à la paroi, l'animal s'enfonce alors la tête la première dans son fourreau.

Nous retrouvons donc encore, dans le comportement de tête-à-queue, les quatre mouvements de l'enchaînement fondamental.

b) *Réalisation d'une section annulaire* (*)

(*) Etant donné la position de l'animal dans le fourreau, le comportement de sectionnement ne peut être étudié que lorsque le travail est déjà relativement avancé et que la région antérieure du corps commence à apparaître à l'observateur.

L'activité de l'animal est essentiellement dirigée vers l'exécution de mouvements mandibulaires : mouvements S, mais cependant, ceux-ci sont accompagnés de quelques mouvements réduits des pattes : mouvements *R*. Par ailleurs, le travail de section apparaît discontinu, de la même façon que tous ceux qui interviennent dans la construction. En effet, l'animal interrompt périodiquement (toutes les 15 à 30 secondes environ) ses mouvements *S* et *R* et effectue un court soubresaut qui s'accompagne parfois d'un léger pivotement du corps. Autrement dit, les mouvements alternatifs du corps sont, là encore, présents.

Nous considérons donc que lorsque l'animal incise la paroi de son fourreau, il exécute, de façon continue, plusieurs enchaînements complexes de mouvements.

Parfois, la larvule fait pression avec sa tête et ses pattes sur l'anneau qu'elle a entrepris d'éliminer et semble « chercher » à l'écarter du fourreau (*). Ce comportement résulte de l'intervention d'un mouvement de redressement du corps particulièrement accentué.

6) Le tissage du revêtement soyeux interne de la paroi du fourreau.

Lorsque l'animal travaille dans son fourreau définitif, il se trouve masqué à l'observateur par le surplomb dorsal. Pour cette raison, il ne nous a pas été possible d'étudier, avec une précision comparable à celle obtenue pour les étapes précédentes, le comportement de l'animal pendant les périodes au cours desquelles il tisse le revêtement soyeux interne de la paroi du fourreau. Néanmoins nous avons observé ces mouvements de filage, qui se produisent et sont plus facilement analysables vers la fin des processus de construction du fourreau. Ils nous paraissent toujours identiques à eux-mêmes.

L'activité de filage résulte essentiellement de l'exécution de mouvements de balancement de la tête (mouvements *F*) relativement amples. Mais ceux-ci sont périodiquement interrompus (toutes les 10 à 20 secondes environ) par l'intervention de mouvements du corps. Chaque période de filage dure deux à trois minutes.

A certains moments l'animal pose de la soie sur une zone annulaire étroite et directement sous-jacente au bord antérieur du fourreau. Dans ce cas, les mouvements *F* sont interrompus par de courts soubresauts de l'animal. Parfois, pendant les soubresauts, celui-ci pivote légèrement sur lui-même et par rapport au fourreau.

(*) Ce comportement a été parfaitement observé par Dembowski (1933) chez les larves de la même espèce.

A d'autres moments, l'animal pose des fils de soie sur toute la moitié antérieure du fourreau. Les mouvements *F* sont alors accompagnés et interrompus par d'amples déplacements de l'animal. Dans ce cas, on peut distinguer dans le comportement deux phases principales qui se répètent alternativement :

— L'animal présente un mouvement, de grande amplitude, de rétraction et d'incurvation du corps par lequel son abdomen se courbe fortement tandis que son thorax et sa tête s'enfoncent profondément dans le fourreau.

— Il se met alors à exécuter des mouvements *F*, tandis que, par un mouvement, d'amplitude égale, de redressement du corps, son thorax et sa tête reviennent vers l'avant du fourreau.

Nous retrouvons donc ici les mouvements de l'enchaînement fondamental et nous voyons qu'ils jouent un rôle important dans la localisation du dépôt de soie.

Lorsque l'animal tisse le revêtement soyeux interne de la paroi du fourreau, il exécute donc, là encore, de manière consécutive, plusieurs enchaînements complexes de mouvements.

III. — RECHERCHE EXPERIMENTALE DE QUELQUES FACTEURS RESPONSABLES DE LA DIVERSITE DES CONDUITES INDIVIDUELLES AVANT ET PENDANT LA CONSTRUCTION DES FONDATIONS DU FOURREAU

Constatant que les larvules se mettent en général à construire très peu de temps après avoir quitté la ponte (parfois même dès leur prise de contact avec le milieu aquatique), nous sommes tenté de croire que le déclenchement du comportement constructeur résulte d'une excitation des animaux par certains stimuli provenant de l'environnement direct. Cependant nous remarquons, malgré la brièveté du temps écoulé entre le moment où les animaux quittent la ponte et celui où ils commencent à construire, que ce temps de latence varie d'un individu à un autre.

Nous remarquons en outre que les comportements individuels diffèrent plus ou moins profondément les uns des autres, pendant la construction des fondations du fourreau.

Les différences dans les conduites individuelles dépendent-elles de facteurs liés aux animaux eux-mêmes, ou bien doivent-elles être expliquées par des variations de certains facteurs de l'environnement immédiat des individus ? Afin de pouvoir répondre à ces questions, nous avons procédé à deux catégories d'expériences. Nous avons tout d'abord cherché à savoir si chaque animal se comportait toujours de la même manière lorsqu'il édifiait les fondations de son

fourreau. Nous avons ensuite essayé de déterminer si le déclenchement de telle ou telle méthode de construction dépendait des conditions de l'environnement immédiat des larvules.

A. — RECONSTRUCTION DES FONDATIONS DU FOURREAU.

Nous avons obligé des larvules à reconstruire une ou plusieurs fois leur fourreau, en les expulsant de celui qu'elles avaient édifié. Les conditions dans lesquelles les animaux se trouvaient placés, étaient celles du milieu aquatique naturel.

Les principaux résultats obtenus concernant la reconstruction des fondations du fourreau pour 200 individus environ, sont les suivants :

— Les animaux que l'on expulse de leur fourreau alors qu'ils sont en train de le confectionner ne tardent en général pas à se mettre à reconstruire. Mais, pour reconstruire les fondations de leur fourreau, ces animaux se conduisent alors d'une façon soit identique, soit différente de celle qu'ils ont adoptée la première fois. Néanmoins, la plupart des larvules reconstruit une ceinture abdominale ; quelques autres édifient une galerie. Remarquons toutefois que certains des individus qui confectionnent maintenant une ceinture abdominale ont creusé la première fois une galerie et vice versa.

Si on expulse les animaux plusieurs fois de suite de l'abri qu'ils sont en train de rebâtir, ils peuvent utiliser successivement différentes méthodes pour reconstituer les fondations du fourreau, et à chaque fois ils se remettront sans délai au travail. Mais après trois, quatre ou cinq expulsions successives, le début du processus de reconstruction n'intervient qu'après un laps de temps relativement long, plusieurs minutes, voire plusieurs heures. Les caractéristiques des conduites individuelles deviennent alors semblables à celles des conduites décrites ci-dessous.

— Des animaux ont été expulsés de leur fourreau, soit plusieurs heures, soit plusieurs jours après qu'ils l'ont construit. Parmi eux, certains ne tardent pas à reconstruire mais d'autres assez nombreux n'entreprennent l'édification d'un nouveau fourreau que plusieurs minutes ou plusieurs heures après leur expulsion. Dans ces derniers cas, les animaux effectuent souvent d'amples déplacements. Cependant certains individus présentent de plus ou moins longues périodes d'immobilité complète. Par ailleurs, les animaux peuvent interrompre à plusieurs reprises leurs déplacements et donner momentanément l'impression de se mettre à reconstruire : il leur arrive alors de temps à autre de réaliser une construction (un tas le plus souvent mais parfois un cordon ou même une galerie) qu'ils abandonnent peu après.

Quand ces animaux se mettent réellement à reconstruire leur fourreau, ils commencent souvent par constituer un tas ; plusieurs

s'enfouissent directement et creusent de longues galeries. La ceinture abdominale et la galerie sont les deux types les plus fréquents de fondations du fourreau ; quelques rares individus réalisent un abri-grossier.

Nous constatons une grande diversité des conduites individuelles pendant l'édification des fondations du fourreau, mais surtout il n'y a plus, comme dans le cas naturel, prédominance de certaines méthodes de construction.

L'activité de filage fait souvent défaut dans les cas où la construction est abandonnée et elle intervient en général assez tardivement lorsque les animaux entreprennent réellement la reconstruction des fondations de leur fourreau.

B. — MODIFICATIONS EXPERIMENTALES DU MILIEU.

Les premières séries d'expériences nous ont montré la possibilité de variations du comportement de chaque individu entre la construction et la ou les reconstructions successives des fondations. Un même individu étant capable de recommencer son fourreau par une méthode différente de celle qu'il a utilisée initialement, nous nous sommes attachés à rechercher si le déclenchement d'un type donné de comportement était lié à la présence d'un facteur particulier de l'environnement.

Parmi les facteurs du milieu aquatique naturel des larvules, ceux qui sont susceptibles de varier d'un individu à un autre sont principalement liés, d'une part au substrat en raison de la diversité de ses éléments constitutifs, et d'autre part à l'éclairement dont l'intensité peut présenter des variations assez importantes. Afin de déterminer le rôle éventuel de ces facteurs, nous avons placé certains lots d'animaux sur différents substrats mais dont chacun d'eux ne contenait qu'un seul type de matériau, tandis que d'autres lots étaient soumis à diverses intensités lumineuses.

Dans chaque milieu expérimental, nous avons placé une ponte et nous avons observé les animaux à partir du moment où ils venaient de se libérer du mucilage. Dans certains cas, nous avons également suivi le comportement d'animaux expulsés de leur fourreau.

I. — Les modifications du substrat

Pour toutes les observations concernant les animaux placés sur des substrats modifiés, nous avons maintenu un éclairement de faible intensité, favorable au comportement normal.

a) *Le substrat est constitué par une couche de fines particules végétales détritiques.*

L'ensemble des larvules de la ponte se comporte sensiblement de la même manière que sur le substrat naturel. Nous remarquons ce-

pendant qu'aucun individu ne se déplace à la surface de la couche de particules.

Mais ici le cas intéressant est celui des animaux expulsés de leur fourreau, et qui cherchent à se déplacer.

En effet, la couche de particules extrêmement meuble n'offre pas de point d'appui stable pour les pattes. On observe alors rapidement une amplification des mouvements locomoteurs, amplification amorcée par la prolongation des mouvements qui ramènent les pattes vers l'arrière. Le déplacement des animaux se trouve considérablement entravé. Mais bientôt, les mouvements locomoteurs sont remplacés par des mouvements « *A* ». *Nous* voyons alors les animaux ou bien s'enfouir directement dans le substrat, ou bien présenter une incurvation ventrale de l'abdomen et se mettre à constituer un tas. Ainsi, nous observons le déclenchement d'une séquence *ART*, et qui va se répéter. L'importance relative des différents mouvements varie d'un cas à un autre, d'où la pluralité des comportements exprimés. Mais dans bien des cas, les animaux ne se fixent pas sur une activité déterminée ; en effet, les répétitions des séquences *ART* sont en général fréquemment interrompues par de nouvelles tentatives de déplacement ou par des périodes de repos.

b) *Le substrat est constitué par du sable fin* (de l'ordre de 0,1 millimètre).

Là encore, l'ensemble des larvules de la ponte se comporte à peu près de la même manière que le ferait l'ensemble des animaux d'une ponte placée sur le substrat naturel. Mais ici nous voyons de nombreux individus se déplacer pendant plusieurs secondes à la surface du substrat avant de se mettre à construire.

Parmi les animaux expulsés de leur fourreau, nombreux sont ceux qui effectuent des déplacements prolongés sur la couche de sable.

c) *Le substrat est constitué par du sable grossier* (de l'ordre de 0,2 à 1 millimètre).

Les larvules effectuent de nombreux déplacements sur le substrat. Mais les cheminements sont fréquemment interrompus par des séries de mouvements de construction. Ces premières tentatives de construction peuvent s'interpréter comme des activités vides car les animaux n'ont pas à leur disposition d'éléments appropriés. Ces tentatives sont souvent nombreuses pour chaque individu, mais chacune d'elles est toujours rapidement abandonnée ; les séries de mouvements de construction ne se répètent pas plus de quatre ou cinq fois consécutives. Les animaux se conduisent ainsi pendant un laps de temps de l'ordre d'une demi-heure à une heure.

Ensuite, au cours de nouvelles tentatives pour bâtir, nous voyons les animaux se comporter vis-à-vis des petits cailloux comme ils le feraient en présence des éléments de construction habituels. De nombreuses larvules se mettent alors à édifier un abri-grossier à la suite duquel elles peuvent même commencer à confectionner un fourreau.

En observant les animaux placés sur du sable grossier, nous avons maintes fois remarqué que des tentatives de construction se produisaient à la suite de certaines prises de contact du corps - principalement de l'abdomen - avec des éléments du substrat (*). Cherchant à préciser l'éventuelle relation de causalité existant entre les deux catégories de phénomènes, nous avons placé une ponte dans un cristallisoir ne contenant que des petits cailloux épars.

Nous avons alors remarqué qu'après s'être libérés du mucilage, les animaux effectuaient de nombreuses tentatives de construction aussi bien en l'absence totale d'éléments qu'en présence de certains d'entre eux.

Il est intéressant de noter les réactions des animaux une ou deux heures après leur sortie de la ponte, ainsi que celles d'individus expulsés de leur fourreau. Ces larvules effectuent en général de nombreux déplacements. Lorsqu'elles rencontrent un petit caillou, elles peuvent aussi bien ne pas présenter de réaction particulière et continuer à cheminer, que modifier brusquement leur comportement. Les différents types de réactions liés aux prises de contact des animaux sont alors les suivants :

— *Le contact de la face ventrale de l'abdomen* avec un élément assez grand (0,5 à 1 millimètre) provoque souvent un mouvement d'incurvation ventrale de l'abdomen : l'animal semble chercher à établir le maximum de contacts entre l'élément et la face ventrale du corps. Cette réaction peut être suivie de diverses séries de mouvements : séquence *ART* ou A_1RT ou *ART'* (parfois même la séquence est plus longue, les mouvements mandibulaires et ceux de filage pouvant avoir lieu).

— *Le contact d'une ou de plusieurs pattes* avec un élément peut déclencher une réaction d'orientation de la part de l'animal. Ce dernier modifie sa position de manière que la face ventrale de son corps entre en contact avec l'élément ; en même temps, l'abdomen s'incurve ventralement. Une telle réaction peut être suivie ou non d'une tentative de construction. Ce type de réaction est particulièrement net en présence d'un élément assez grand (0,5 à 1 millimètre). Avec un élément plus petit, la réaction de l'animal est souvent

(*) Nous avions déjà constaté de manière incertaine et fugace des faits analogues en observant les larvules dans leur milieu aquatique naturel.

ambiguë ; on observe alors tous les intermédiaires entre le comportement précédent et celui qui est effectué vis-à-vis d'un élément de construction.

— *La prise de contact de la face dorsale du corps* avec un élément en surplomb peut provoquer un mouvement de redressement du corps accompagné ou non d'une torsion de l'abdomen et déclencher une séquence A_1RT ou ART (parfois même, les mouvements mandibulaires et ceux de filage interviennent.).

— *La prise de contact de la tête* avec un élément en surplomb peut être à l'origine d'une réaction par laquelle l'animal cherche à s'enfouir.

Notons bien que toutes les réactions qui viennent d'être décrites n'ont pas un caractère obligatoire.

2. — Les variations de l'intensité de l'éclairement

Les animaux soumis à différentes intensités lumineuses ont été placés sur le substrat correspondant au milieu aquatique naturel.

— *Les animaux sont faiblement éclairés.* Ces conditions correspondent au milieu naturel et aux comportements normaux déjà décrits. Mais pour des animaux qui ont été expulsés de leur fourreau et qui se déplacent de façon répétée, il est important de constater leur groupement dans la zone de l'aquarium la plus éloignée de la source de lumière. Les larvules présentent donc une réaction phototropique négative lorsqu'elles sont exposées à une faible intensité lumineuse.

— *Les animaux sont exposés à la lumière du jour* mais non directement aux rayons du soleil. Nous observons sensiblement les mêmes comportements que dans le premier cas ; mais d'une façon générale, les mouvements des larvules sont plus rapides que précédemment. Ce phénomène d'accélération motrice s'accentue lorsque la luminosité s'accroît. Donc la lumière exerce une action dynamogène sur les animaux.

— *Les animaux sont soumis à une forte intensité lumineuse.* Lorsque les larvules sont directement exposées aux rayons solaires, elles présentent des réactions totalement différentes de celles des cas précédents.

A certains moments, les animaux s'enroulent ventralement sur eux-mêmes et s'immobilisent pendant un laps de temps plus ou moins long.

A d'autres moments, ils exécutent deux ou trois séquences de comportement locomoteur au cours desquelles leurs mouvements sont rapides et saccadés : puis brusquement, ils relèvent et écartent simultanément les pattes qui s'immobilisent tandis que leur corps commence à se balancer frénétiquement de droite à gauche et de gauche à droite sous l'effet de violentes contractions des muscles segmen-

taires. Par ces mouvements, les animaux se mettent à nager vers l'arrière tandis qu'ils remontent obliquement ou verticalement vers la surface de l'eau. Les mouvements de nage se poursuivent pendant une dizaine ou une quinzaine de secondes puis s'interrompent, et les larvules commencent à retomber vers le fond. Mais les mouvements de nage peuvent reprendre plusieurs fois. Au cours des périodes d'immobilité complète, certaines larvules parviennent à gagner le substrat et se mettent à construire. Mais beaucoup de ces animaux atteignent la surface de l'eau, et des phénomènes de tension superficielle les empêchent de retomber.

Dans la nature, des réactions comparables à celle que nous venons de décrire se produisent certainement lorsque les animaux, au sortir de la ponte, se trouvent directement exposés aux rayons solaires. Ce type de réaction est vraisemblablement responsable de l'élimination d'un certain nombre de larvules, en particulier pour les pontes qui restent accrochées aux végétaux de la berge.

***

Les observations que nous avons pu recueillir dans les cas expérimentaux précédents nous permettent d'affirmer que le délai d'apparition du processus de construction et que la méthode utilisée pour édifier les fondations du fourreau ne dépendent pas en général de facteurs individuels (*) et ne sont pas dans la plupart des cas directement liés aux conditions de l'environnement immédiat (**) des animaux.

Nous déduisons de nos observations que le déclenchement de l'activité constructrice dépend essentiellement d'une pulsion interne (pulsion à construire).

(*) Nous faisons une réserve pour le cas des animaux qui ont eu un développement embryonnaire anormalement long et sur lequel nous reviendrons ultérieurement.

(**) Nous n'oublions toutefois pas que certains facteurs de l'environnement peuvent favoriser le déclenchement de la construction (les éléments du substrat par exemple) tandis que d'autres peuvent le retarder ou l'empêcher (une forte intensité lumineuse, en particulier).

TROISIÈME PARTIE

DISCUSSION DES PROBLEMES RELATIFS A LA CONSTRUCTION DU FOURREAU

Si la partie la plus importante de nos recherches se rapporte à *Molanna angustata*, nous avons également étudié la construction naturelle et la reconstruction du fourreau chez de nombreuses espèces de Trichoptères.

Nous avons observé les espèces suivantes .

Phryganéidés : *Phryganea sp.*

Leptocéridés : *Athripsodes cinereus* Curt et *A. bilineatus* L., *Mystacides nigra* L., *Leptocerus interruptus* Fab., *Adicella reducta* Mc Lachl.

Limnophilidés : *Limnophilus rhombicus* L., *L. lunatus* L. et *L. Centralis* Curt., *Anabolia nervosa* Leach, *Glyphotaelius pellucidus* Retz, *Halesus digitatus* Schrank.

Séricostomatidés : *Sericostoma personatum* Spence, *Notidobia ciliaris* L., *Lepidostoma hirtum* Fab.

En nous appuyant sur l'ensemble des connaissances acquises par nos prédécesseurs et sur nos propres résultats, nous croyons être en mesure de fournir une interprétation générale de l'organisation du comportement constructeur des Trichoptères.

I. — L'EXEMPLE DE MOLANNA ANGUSTATA PEUT-IL ETRE GENERALISE ?

A. — LES ETAPES SUCCESSIVES DE L'EDIFICATION DU FOURREAU.

Nous avons déjà montré (Denis, 1965) que les divers types de fondations du fourreau décrits par nos prédécesseurs pouvaient se rattacher à trois types que nous avons constamment retrouvés dans nos recherches : ceinture abdominale, galerie et abri-grossier (*). Mais nous avons remarqué que la ceinture abdominale représentait toujours le type habituel de fondations dans le cas naturel, tandis que dans le cas de la reconstruction, l'établissement d'une galerie était aussi fréquent que celui d'une ceinture abdominale.

Nous considérons donc la ceinture abdominale comme le type habituel de fondations du fourreau (**), nous réservant d'expliquer plus loin les raisons pour lesquelles certains individus commencent autrement leur construction.

Chez les espèces que nous avons observées, le premier segment du fourreau de la larvule a la forme d'un anneau irrégulier, de structure grossière. Ce segment est habituellement construit à l'aide de particules végétales, détritiques, comme le sont d'ailleurs les fondations. Les segments suivants du fourreau ont encore une forme et une structure grossières. Mais, de même que chez *Molanna*, la forme et la structure spécifiques apparaissent peu à peu ; dans chaque cas, les larvules cessent à un certain moment d'utiliser des particules détritiques. Ceci se produit en général lorsque le fourreau recouvre les deux tiers ou la totalité de l'abdomen. Pour continuer à bâtir, les animaux emploient alors le matériau spécifique du fourreau définitif. Cependant, la meilleure précision dans les caractères morphologiques des éléments ainsi que dans leur disposition et leur fixation sur la construction n'est obtenue qu'au niveau du dernier segment du fourreau.

Dans tous les cas étudiés de reconstruction, nous avons retrouvé la même progressivité dans l'établissement des caractères spécifiques du fourreau. La plupart des auteurs ont trop brièvement mentionné cette progressivité, mais les descriptions de Maillet et Carasso (1952 et 1954) relatives à *Triaenodes conspersa* et à *Setodes* en sont une parfaite illustration.

(*) Les Leptocéridés édifient dans tous les cas une ceinture abdominale.

(**) Ce type de fondations, fondamental pour les larves éruciformes, doit pouvoir être généralisable à bon nombre de larves campodéiformes. C'est ce qui ressort des descriptions de Nielsen (1948) relatives aux Hydroptilidés et de nos propres observations concernant *Agapetus sp.*

Nous sommes donc conduits à penser que les premiers états de la construction sont comparables chez les Trichoptères et que chez tous, la forme et la structure spécifiques du fourreau se dessinent peu à peu au cours de l'édification de ce dernier.

B. — LE COMPORTEMENT CONSTRUCTEUR DES TRICHOPTERES.

1) Les comportements de toutes les espèces étudiées sont sensiblement identiques pendant la construction des fondations et du premier segment du fourreau. Seules quelques différences mineures peuvent être soulignées, qui tiennent uniquement à des variations de détail et à la vitesse des mouvements types que nous avons définis. Le cas le plus frappant est sans doute celui des mouvements circulaires amples de l'abdomen des Leptocéridés ; ces mouvements sont en fait ceux d'un enchaînement fondamental, mais ils sont beaucoup plus prononcés chez les Leptocéridés que chez d'autres espèces. Nous croyons donc pouvoir affirmer que les séquences de comportement décrites chez *Molanna angustata*, à propos du début de la construction, sont généralisables à l'ensemble des Trichoptères à fourreau (*). Le comportement constructeur s'organise alors autour de la séquence *AR* - (*RS*) - (*RF*) *T*.

2) Dans tous les cas étudiés, les actes successifs de la construction deviennent de plus en plus complexes au fur et à mesure de la réalisation du fourreau. Nous remarquerons surtout les faits suivants :

— Les espèces qui emploient des éléments minéraux exécutent les mêmes actes que *Molanna*, bien que le comportement de « préparation de l'élément » puisse faire défaut (*Limnophilus centralis*, par exemple).

— L'acte initial de cisaillement tend à disparaître chez les espèces précédentes tandis qu'il prend une grande importance chez celles qui emploient un matériau végétal (acte de découpage des éléments).

— Les actes initiaux effectués vis-à-vis de l'élément disparaissent totalement chez les espèces dont le fourreau spécifique est strictement soyeux.

— Des actes ayant une même signification peuvent être exécutés suivant des modalités de détail spécifiques (*Limnophilus lunatus* dispose les éléments végétaux longitudinalement sur son fourreau, alors que *L. rhombicus* les dispose transversalement).

— Cette diversification des modes d'exécution des actes successifs se produit d'une manière progressive au cours du travail d'édification du fourreau.

(*) Dans son ouvrage relatif aux Hydroptilidés, Nielsen (1948) décrit, à propos de la construction des fondations, des mouvements comparables à ceux que nous avons définis et nous avons retrouvé des mouvements de mêmes types chez *Agapetus sp.* Nous en déduisons que les larves campodéiformes et les larves éruciformes présentent des comportements comparables pendant la construction des fondations de leur fourreau.

— La durée des diverses séquences de comportement croît au cours du temps. Ceci est surtout dû au fait que les enchaînements de mouvements deviennent de plus en plus nombreux dans chaque séquence. Mais cet accroissement tient également à la durée des enchaînements de mouvements.

En résumé, nous retiendrons :

— Qu'au cours de la réalisation du fourreau, la construction passe par des états successifs, comparables dans tous les cas.

— Que dans tous les cas également le comportement constructeur, spécifique s'établit peu à peu et par une diversification progressive d'un comportement initial, commun à toutes les espèces.

*
* *

Nous savons maintenant que chez toutes les espèces de Trichoptères, l'édification du fourreau résulte de l'exécution d'une action séquentielle qui se répète et qui se modifie à diverses reprises. L'examen approfondi des données relatives à cette action séquentielle devrait donc nous aider à résoudre les problèmes qui sont liés à la construction. Et nous considérerons toujours ici que les résultats concernant *Molanna angustata* peuvent être généralisés aux autres espèces de Trichoptères.

II. — QUEL EST LE FACTEUR RESPONSABLE DE L'ORGANISATION DE LA CONSTRUCTION ?

Nous avons vu que les séquences, qui interviennent au début de la construction, pouvaient également s'observer à divers moments, avant même le déclenchement de ce processus. C'est l'importance des répétitions de ces séquences qui caractérise pour nous la période de construction.

L'édification du fourreau dépend, en effet, de l'exécution de nombreuses séquences consécutives. Ceci nous amène à chercher le facteur qui entretient cette répétition.

Les premiers mouvements de construction sont souvent peu rapides, mais dès que les premiers éléments sont assemblés, ces mouvements s'accélèrent (*) et les larves donnent l'impression d'être très excitées.

L'accélération motrice est contemporaine de modifications profondes dans le niveau d'excitation des organes sensoriels de l'Insecte. En effet, nous l'avons vu, certains mouvements de construction sont souvent absents dans les premières séquences ; mais ensuite, ils ne tardent pas à se manifester, ce qui traduit, entre autres, un abais-

(*) L'accélération motrice n'intervenant qu'après la réalisation de la première ébauche de construction, la conception de certains auteurs selon laquelle les animaux travaillent très vite au début afin d'assurer au plus tôt une protection à leur corps ne peut pas être retenue.

sement général du seuil de sensibilité des récepteurs sensoriels directement impliqués dans la construction. Au contraire, les autres organes sensoriels voient s'élever leur seuil de sensibilité : en effet, on peut, dès que les fondations sont ébauchées, projeter une lumière intense sur des larvules de *Molanna* sans provoquer de réactions comparables à celles décrites plus haut (II[e] partie, p. 89). Les animaux ne font alors que travailler plus vite.

Nous croyons devoir attribuer à l'œuvre accomplie un rôle fondamental dans l'établissement de ce niveau élevé d'activité et dans la réorganisation des seuils de la sphère sensorielle. Peut-être l'animal est-il également stimulé par la quantité de mouvements qu'il effectue ?

L'œuvre accomplie incite donc l'animal à construire.

Mais la construction ne se borne pas à cette seule action. Les descriptions concernant les différents modes d'édification des fondations du fourreau nous montrent que lorsqu'une larve a réalisé une étape de la construction, elle modifie plus ou moins profondément son comportement, ce qui lui permet dans chaque cas d'organiser la suite de son ouvrage (la confection d'un cordon est suivie de sa mise en place autour du corps ; après avoir édifié un tas, l'animal culbute par-dessus, puis creuse une galerie... etc.). Ainsi que nous l'avons vu, le comportement de l'animal se modifie en général à plusieurs reprises pendant l'édification des fondations. Et à chaque fois, ces modifications sont telles que l'animal devient peu à peu capable d'exécuter l'étape suivante de la construction. De même, pendant la réalisation du fourreau proprement dit, la larve modifie à plusieurs reprises son comportement, et ceci l'amène à chaque fois à confectionner un type de construction nouveau et toujours plus proche que le précédent du type spécifique.

Il semblerait donc que lorsqu'une étape de la construction s'achève, un mécanisme permette à la larve d'adapter son comportement à la réalisation de l'étape suivante de l'ouvrage.

Mais par ailleurs, si nous faisons adopter à un animal un fourreau partiellement construit, il continuera à le bâtir en suivant l'échelonnement normal des étapes.

En outre, nous savons que l'intervention des séquences les plus complexes du comportement constructeur est obligatoirement liée à l'édification des segments successifs du fourreau.

Nous pensons alors que c'est l'œuvre accomplie qui agit (*) sur l'animal et l'amène peu à peu à modifier son comportement de

---

(*) La nature des stimuli par lesquels la construction agit sur l'animal reste encore à préciser.

manière à ce qu'il devienne capable à chaque fois de réaliser l'étape suivante de la construction du fourreau (*).

C'est donc la construction qui organise sa propre édification, et par l'action qu'elle exerce sur son bâtisseur. Ceci nous conduit nécessairement à nous interroger au sujet de l'influence profonde du fourreau sur le Trichoptère. Mais nous tenons à faire remarquer dès maintenant que les effets de cette action ne se manifestent que *progressivement.*

*
* *

D'après ce qui précède, il semble que tout au long de sa réalisation, le fourreau soit responsable de la régulation du comportement de son constructeur.

Grassé (1959) étudiant la reconstruction du nid de Termites (chez *Cubitermes sp.* et *Bellicositermes natalensis*) fut le premier à montrer que la régulation du comportement de chaque individu en train de bâtir dépendait essentiellement de l'action stimulante de la construction (théorie de la *stigmergie*). A chaque fois qu'il pose une boulette, le Termite réagit à un ensemble de stimuli qu'il reçoit de la part de la zone de la construction où il se trouve ; mais il réagit d'une manière automatique.

Auparavant, Deleurance (1957) avait mis en évidence chez les Polistes un mode tout à fait différent de régulation du comportement constructeur. Dans ce cas, en effet, la répartition des « façons pédicellaires » et des « façons cellulaires » est réglée par un cycle interne fondamental. Ce cycle, d'ailleurs, règle en outre la répartition et la durée des différentes périodes de construction au cours du travail journalier de la guêpe. Mais il est vraisemblable que les Polistes, de même que les Vespides étudiés par Vuillaume et Montagner (1965) et les Abeilles étudiées par Darchen (1962) réagissent également de manière automatique à certains stimuli émanant de la zone de la construction où ils se trouvent. Nous pensons que cela intervient à chaque fois qu'un individu pose une boulette.

Et c'est en partie ce qui permettrait aux animaux en question de donner leur forme aux différentes unités structurales de leur nid (les cellules en particulier).

(*) Les modifications successives du comportement constructeur, pendant l'édification du fourreau, pourraient nous faire croire à l'existence d'une suite de réactions en chaîne. En effet, les différents états de la construction constituent une série de stimuli qui sont présentés à l'animal selon un ordre constant et dont chacun déclenche une modification déterminée du comportement constructeur. Mais les expériences relatives aux adoptions de fourreaux incomplets, auxquelles nous avons fait allusion, nous montrent que l'édification de ces constructions ne constitue pas un processus caténaire.

Dans une certaine mesure, le Trichoptère lui aussi réagit d'une manière automatique à un ensemble de stimuli provenant de la construction. En effet, la façon dont chaque élément est mis en place dépend de la configuration de l'emplacement adopté, ainsi que de la zone de la paroi où se trouve cet emplacement. La construction différencie, comme nous l'avons vu, une zone dorsale, une zone ventrale et deux zones latérales ayant chacune leur morphologie propre.

Il existerait donc une action stigmergique à caractère automatique, qui se manifesterait, dans les différents cas examinés, au moment où les animaux procèdent à la mise en place des éléments sur la construction.

Mais, chez le Trichoptère, il intervient en outre une action stigmergique à caractère progressif qui est responsable des modifications successives du comportement constructeur et, en conséquence, qui conduit peu à peu à la réalisation du fourreau spécifique.

Le Trichoptère étant en contact permanent avec l'ensemble de la construction qu'il a déjà réalisée, nous comprenons que cette dernière puisse exercer une action progressive sur son bâtisseur. Par contre, les relations qui s'établissent entre les Termites ou les Hyménoptères et leur nid sont nécessairement tout autres, puisque l'édifice est alors sans commune mesure avec les individus qui le construisent. Cependant, la termitière représente une construction spécifique dont l'ontogenèse suit des étapes reconnues par Grassé et Noirot (1951, 1955, 1957, 1958, 1961). De même, le nid d'Hyménoptères passe par un certain nombre d'étapes au cours de sa réalisation. Dans ces cas, devons-nous également envisager une action progressive de la construction sur ses bâtisseurs ? Nous nous devions de poser la question, mais il ne nous appartient pas d'y répondre.

III. — COMMENT LA CONSTRUCTION ORGANISE-T-ELLE L'ACTION SEQUENTIELLE ?

A. — LE RENFORCEMENT PROGRESSIF DE L'EXCITABILITE.

Nous avons insisté plus haut sur la multiplicité des comportements au point de départ de l'édification des fondations du fourreau. Cette multiplicité des comportements est en effet responsable de la réalisation possible de différentes ébauches de construction (tas, cordon...).

Mais nous avons montré en même temps qu'une même ébauche pouvait être édifiée de plusieurs manières (le cordon par exemple peut être construit de trois façons différentes).

En outre, lorsque l'animal commence à modifier son comportement, par suite de l'action stimulante de la construction, il peut le

faire de différentes manières. Une même ébauche de construction peut, en effet, conduire au déclenchement de différents comportements (par exemple, l'édification d'un tas provoque dans certains cas l'enfouissement de l'animal, directement ou après une culbute ; dans d'autres cas elle est suivie de la construction d'un cordon).

Nous déduisons de ce qui précède qu'une même ébauche de construction peut stimuler de différentes façons l'animal à construire.

Mais lorsque nous considérons ce qui se passe pour l'ensemble des individus d'une ponte de *Molanna angustata*, par exemple, nous constatons que :

1° Si les ébauches de construction sont plus ou moins différentes les unes des autres, les fondations elles-mêmes sont identiques dans presque tous les cas : ceinture abdominale.

2° Si l'action séquentielle présente une grande diversité au début du processus de construction, cette diversité décroît ensuite peu à peu. Finalement l'action séquentielle est identique dans presque tous les cas au moment de l'achèvement des fondations du fourreau : même façon de terminer la construction de la ceinture abdominale par l'exécution d'une ou de plusieurs séquences A_1R - (RS) - $(RF)T$.

Les constatations précédentes peuvent être expliquées de la manière suivante : lorsque les animaux se mettent à construire, ils travailleraient d'abord vers des buts plus ou moins différents. Ensuite, quand la première ébauche de construction est réalisée, elle modifie plus ou moins profondément le but du travail. Finalement, lorsque la construction a pris suffisamment d'importance, elle impose aux animaux, et de façon presque obligatoire, une unique direction de travail. Autrement dit, nous pensons que les premières ébauches de construction exercent sur les individus une action stimulante relativement faible et que cette action se renforce ensuite proportionnellement à l'importance de la construction réalisée.

Nous avons montré plus haut (III[e] partie, p. 97) que l'œuvre accomplie abaissait le seuil de sensibilité des organes sensoriels impliqués dans la construction. Selon nous, plus l'ébauche des fondations prend de l'importance et plus l'excitabilité de certains organes sensoriels s'accroît.

Cet accroissement va vraisemblablement jusqu'au paroxysme pour les récepteurs sensoriels du premier segment abdominal, lors du déclenchement des séquences $A_1 R$ — (RS) — (RF) T. En effet, si l'action stimulante de l'œuvre accomplie ne fait que se renforcer jusqu'à imposer aux animaux d'exécuter les séquences $A_1 R$ — (RS) — (RF) T, on ne comprend pas, sans l'hypothèse d'un paroxysme d'excitation, pourquoi ceux-ci abandonnent ensuite les séquences en question au profit des séquences AR — (RS) — (RF) T.

D'ailleurs, la construction du fourreau proprement dit ne commence pas toujours immédiatement après la réalisation de la ceinture abdominale. Dans bien des cas, on observe momentanément un comportement de renforcement de la ceinture abdominale, lequel résulte de la persistance des séquences A_1R — (RS) — $(RF)T$. Ceci confirme notre hypothèse : l'adaptation du comportement à l'état de la construction n'a lieu que lorsque la phase paroxysmique de l'excitation cesse.

Si l'œuvre accomplie modifie le seuil de sensibilité des organes sensoriels des animaux, il est certain que d'autres facteurs provoquent également des variations de l'excitabilité de ces organes. Nous savons, en effet, que toutes les séquences, qui sont susceptibles d'intervenir pendant l'édification des fondations, peuvent aussi se manifester en dehors de cette période. Nous l'avons notamment constaté pour les larvules de *Molanna* qui sont pourtant toutes placées dans des conditions sensiblement identiques au sortir de la ponte.

La diversité des comportements individuels au point de départ de la construction dépendrait donc, entre autres, de variations propres du seuil de sensibilité des organes sensoriels des animaux.

*
* *

Nous sommes maintenant en mesure d'expliquer la différence essentielle qui existe entre le cas de la construction naturelle du fourreau et celui de sa reconstruction.

Nous savons que pour parvenir à quitter la ponte, les larvules doivent effectuer des déplacements parfois importants et, en tout cas, forcer la gangue mucilagineuse. Tout cela nécessite de leur part un effort considérable qui n'est possible que lorsque leur niveau d'activité est élevé (*). Les animaux ayant un niveau d'activité élevé quand ils prennent contact avec le milieu aquatique normal, nous comprenons qu'ils puissent se mettre sans grand délai à construire et qu'ils édifient en général et rapidement une ceinture abdominale.

Par contre, lorsqu'on expulse une larve de son fourreau, on ignore presque toujours ce qu'elle a fait au préalable. On ne sait donc pas si son niveau d'activité est élevé ou s'il est bas. Mais les deux cas se présentent vraisemblablement souvent. Dans le premier cas, les animaux reconstruisent leur fourreau sans tarder (**) ; dans le second cas, ils ne le font qu'après un laps de temps plus ou moins long.

———————

(*) Avant de se dégager du mucilage, les larvules peuvent parvenir plusieurs fois au contact de la couche externe durcie sans pour cela forcer le passage. Elles ne se dégageront que si ce contact coïncide avec une phase d'activité soutenue.

(**) Nous avons vu justement que les animaux expulsés de leur fourreau, alors qu'ils sont en train de le bâtir, le reconstruisent sans tarder. En effet, à ce moment leur niveau d'activité est élevé.

De plus, lorsque leur niveau d'activité est assez bas, les larves ne parviennent pas, malgré l'action stimulante de la construction à la phase paroxysmique d'excitation ; elles édifient alors des fondations du type galerie.

Remarquons à ce sujet que les Leptocéridés qui édifient dans tous les cas une ceinture abdominale paraissent souvent avoir de grosses difficultés à reconstruire les fondations de leur fourreau.

Quant aux individus qui ont eu un développement embryonnaire anormalement prolongé, ils doivent être regardés comme des animaux physiquement inférieurs à leurs congénères. Les difficultés qu'ils ont à entreprendre la construction de leur fourreau, et notamment à édifier une ceinture abdominale, montrent qu'ils sont moins aptes que les autres à exécuter les comportements propres à leur espèce.

En résumé, nous pensons que :

1° Le déclenchement de la construction ou de la reconstruction du fourreau dépend surtout du niveau d'activité des animaux (*).

2° La diversité des comportements au point de départ de la construction ou de la reconstruction du fourreau est liée à des variations propres de l'excitabilité des organes sensoriels impliqués dans la construction.

3° Au cours de l'édification des fondations du fourreau, le comportement de l'animal est fonction à tout moment de l'excitabilité initiale des organes sensoriels et de la faculté que l'œuvre accomplie a d'abaisser le seuil de sensibilité de ceux de ces organes qui jouent un rôle dans la construction.

B. — L'INHIBITION NERVEUSE INITIALE ET LA LEVEE PROGRESSIVE DE L'INHIBITION.

Nous avons montré, par l'étude de *Molanna angustata*, que les animaux exécutaient toujours les mêmes types de mouvements au

(*) Nous n'oublions pas malgré tout que certaines conditions de l'environnement peuvent secondairement influencer le comportement des animaux.

D'autre part, le niveau d'activité n'est sûrement pas le seul facteur interne dont dépend le déclenchement de la construction ou de la reconstruction du fourreau. En effet, on peut penser que lorsque les larvules quittent la ponte, elles n'ont pas d'autre sollicitation majeure que celle qui les amène à construire ; en particulier, elles possèdent encore des réserves vitellines, ce qui permet d'exclure dans leur cas le besoin alimentaire. Or il n'en est sûrement pas toujours de même pour les animaux pris à différentes étapes de leur développement postembryonnaire. En outre, l'équilibre physiologique des larves se modifie vraisemblablement à plusieurs reprises au cours de chaque cycle d'intermue, ce qui ne doit pas manquer d'avoir une incidence sur le déclenchement de la reconstruction du fourreau. A ce sujet, soulignons l'influence de l'âge des individus pour le cas de certaines espèces. Carasso et Maillet (1954) ont en effet montré que 6 p. 100 seulement des larves âgées de *Setodes* parvenaient à reconstruire leur fourreau.

cours des différentes étapes de l'édification de leur fourreau, mais que ces mouvements se modifiaient et se diversifiaient d'une manière progressive. Or nous savons que ce phénomène a pour conséquence la réalisation d'une construction qui acquiert peu à peu ses caractères spécifiques, mais dont la forme et la structure deviennent, sans cesse et peu à peu, de plus en plus régulières. Autrement dit, les mouvements de construction deviennent progressivement de plus en plus précis. Nous en déduisons que les mouvements du comportement constructeur initial sont mal contrôlés et que l'édification du fourreau provoque la mise en fonctionnement progressive des mécanismes spécifiques de contrôle de ces mouvements.

Mais l'augmentation de la précision des mouvements n'est possible que si l'animal se trouve de mieux en mieux informé des caractéristiques des objets avec lesquels il se trouve en contact et des modifications posturales résultant des mouvements qu'il effectue. Nous en déduisons donc que la sensibilité initiale du Trichoptère est relativement faible et que l'édification du fourreau provoque d'une manière progressive un accroissement considérable de la sensibilité de l'animal. Au terme de cet accroissement, le Trichoptère acquiert sa sensibilité spécifique.

Nous voyons une preuve de la déduction précédente dans le fait qu'il apparaît progressivement un comportement de palpation chez les différentes espèces observées. Nous remarquons, en effet, que contrairement à ce qui se passe pour les éléments du premier segment du fourreau, les caractéristiques des éléments utilisés pour les segments suivants sont analysés par les maxilles, tout d'abord brièvement, puis de plus en plus longuement. Ces dernières sont alors animées de mouvements rapides au cours desquels elles établissent des contacts répétés avec la surface des éléments.

Mais il ne se produit pas seulement un accroissement de la sensibilité du Trichoptère. Nous voyons, en effet, que les larvules utilisent tout d'abord un premier type de matériau de construction, des particules détritiques, et que plus tard elles l'abandonnent et choisissent un second type de matériau, celui du fourreau spécifique. Nous en déduisons que l'édification du fourreau modifie certaines préférences des animaux. Cette modification du choix des matériaux se retrouve aussi dans les processus de reconstruction. Il est probable aussi que la formation du revêtement soyeux interne du fourreau satisfait à une autre préférence, mais qui ne s'établit que vers la fin du processus de construction.

Nous nous sommes référé à la nature du matériau de construction pour mettre en évidence des changements dans les préférences des animaux. Mais nous devons souligner que ces préférences tiennent également à d'autres critères, et notamment aux critères morphologiques qui déterminent l'architecture définitive du fourreau. Nous

voudrions en outre signaler que les préférences semblent plus marquées chez certaines espèces que chez d'autres, surtout au début de l'édification du fourreau. Ainsi, *Molanna angustata* construit habituellement les fondations de son fourreau à l'aide de particules détritiques, mais peut aussi les réaliser en utilisant des grains de sable ou encore de petits cailloux. Les Leptocéridés peuvent aussi utiliser les deux premiers types d'éléments, mais ils n'emploient pas ceux du troisième type. La possibilité que certaines espèces ont de construire des abris grossiers (*) résulterait donc uniquement d'un choix moins rigoureux (acceptation d'éléments volumineux). C'était justement pour distinguer les larves aux préférences plus ou moins marquées, que Uhlmann (1924) opposait les espèces pluripotentes aux espèces unipotentes. Mais cet auteur ne précisait pas suffisamment, à notre gré, que cette distinction concernait essentiellement le début du processus d'édification du fourreau.

Enfin, ce qui précède nous conduit à insister sur le fait que contrairement à ce que pensaient certains de nos prédécesseurs, les animaux exercent un certain choix des éléments dès le début de la construction du fourreau. Mais ce choix est alors basé sur des critères relativement souples.

Pendant que se produisent les phénomènes qui viennent d'être évoqués, le comportement du Trichoptère se modifie, nous le savons, et de plus en plus profondément. Le cas de *Molanna angustata* nous montre, en effet, qu'au début les différents actes de la construction sont très simples, tandis qu'ultérieurement ce sont des actes de plus en plus complexes que les animaux exécutent. Autrement dit, au cours des étapes successives de l'édification du fourreau, l'action séquentielle fait intervenir des comportements de plus en plus intégrés.

En définitive, nous constatons qu'il se produit, pendant l'édification du fourreau, un véritable développement du comportement constructeur, spécifique. Mais nous savons que les acquisitions des animaux sur le plan du comportement deviennent caduques en cas de perte du fourreau, puisque nous retrouvons lors d'une reconstruction les mêmes étapes que celles décrites à propos de la construction. Le développement dont il est question ne nous semble donc pas réductible à une ontogenèse morphologique.

Pour expliquer le développement du comportement constructeur, nous supposons qu'il existe chez le Trichoptère une importante inhibition nerveuse initiale et que l'édification du fourreau provoque une levée progressive de cette inhibition.

(*) Nous savons que la construction des abris grossiers ne requiert pas l'intervention de séquences de comportement différentes de celles qui sont exécutées pendant l'édification des autres types de fondations.

IV. — COMMENT LE TYPE MOTEUR DE L'ANIMAL ORGANISE-T-IL L'ACTION SEQUENTIELLE ?

La construction organise donc l'action séquentielle en renforçant l'excitabilité de certains organes sensoriels et en provoquant peu à peu la mise en fonctionnement de tous les mécanismes nerveux de l'animal qui, au départ, se trouvent inhibés.

A. — LES ANOMALIES DU COMPORTEMENT CONSTRUCTEUR

Nous savons maintenant que l'action séquentielle de l'animal qui construit est caractérisée par l'exécution d'une série d'actes successifs qui paraissent dépendre étroitement les uns des autres. Cependant de nombreuses observations nous prouvent que dans une large mesure cette dépendance est plus apparente que réelle.

— Il arrive, en effet, que certains actes ne soient pas effectués. L'acte de cisaillement est assez souvent absent ; celui de fixation des éléments manque fréquemment au cours des premières séquences de mouvements de construction.

— L'animal peut interrompre sa recherche de l'élément ou encore relâcher celui qu'il a saisi. On le voit alors effectuer son mouvement de retrait et poser des fils de soie sur des éléments qui appartiennent déjà à la construction. Il peut aussi, après le mouvement de retrait, exécuter l'acte de cisaillement ; les mouvements mandibulaires ont alors pour effet de sectionner quelques fils de soie de la construction dont un élément peut même se trouver éliminé.

De l'ensemble de ces observations, nous déduisons que le déclenchement d'un acte ne dépend pas obligatoirement de l'exécution de l'acte qui le précède habituellement et que certains mouvements peuvent sembler incoordonnés vis-à-vis de la construction.

Deleurance (1957) avait observé des anomalies comparables dans le comportement des Polistes. Et cet auteur considérait que le comportement constructeur des guêpes en question résultait de la juxtaposition de segments de comportement indépendants les uns des autres mais se succédant selon un ordre logique.

En outre, si l'ensemble des phases de comportement de chaque séquence paraît correspondre à l'exécution des actes successifs de la construction, nous constatons que cela n'est pas vrai dans tous les cas.

— Nous avons vu, en effet, que *Molanna* continuait à poser des fils de soie bien après la fixation complète de l'élément sur la construction ; et nous avons remarqué le même phénomène chez toutes les espèces étudiées.

— Nous avons constaté d'autre part à différentes reprises que des larves de plusieurs espèces, occupées à découper un élément végétal, interrompaient leur activité de cisaillement (*), ce qui ne les empêchait pas d'exécuter les dernières phases de l'action séquentielle normale.

Il n'y a donc pas toujours ajustement parfait du comportement de l'animal au travail à effectuer. L'exécution d'un acte ne semble pas toujours correspondre à la réalisation d'un but parfaitement défini.

B. — LE DETERMINISME DE L'ACTION SEQUENTIELLE

Etant donné l'importance biologique du fourreau pour le Trichoptère, il est permis de penser que l'absence de cet édifice crée chez l'animal un état d'excitation qui favorise le déclenchement des mouvements de construction. En effet, si on offre un fourreau vide à une larvule, même sortant de la ponte, elle l'adopte en général et dans ce cas elle ne se met pas à construire.

Nous avons montré que le déclenchement du comportement constructeur dépendait essentiellement d'un état particulier que nous avons dénommé, à la suite de Grassé (1948), une pulsion. Et nous avons vu en outre que des animaux ne possédant pas de fourreau pouvaient faire autre chose que construire : s'enfouir par exemple.

Nous pensons donc que l'absence du fourreau ne fait que favoriser l'établissement chez l'animal d'un état psychique spécial qui tend à orienter son comportement. Au début, cette orientation demeure vague. Les résultats de l'analyse et les différentes anomalies nous amènent à supposer que l'orientation ultérieure et précise du comportement constructeur est déterminée par deux catégories de facteurs : la *construction* elle-même et certaines « *tendances* » des animaux à accomplir des actes élémentaires coordonnés.

Ajoutons encore que les différentes activités de la construction ont toutes un caractère commun. En effet, l'exécution de chacune d'elles n'est pas le résultat de l'accomplissement d'un travail soutenu, de la part de l'animal, mais d'un travail discontinu. Ceci apparaît nettement à la lecture des tableaux XIV à XVI, p. 78 à 83. II[e] partie. Nous avons également remarqué ce phénomène chez les autres espèces observées. Nous croyons connaître maintenant le facteur responsable de la discontinuité du travail du Trichoptère.

1) La valeur attractive de la construction.

Lorsque l'animal travaille, la position de son corps par rapport à la construction se modifie périodiquement. Nous avons en effet souligné, dans nos descriptions relatives à *Molanna angustata* (tableaux

(*) Ceci peut être rapproché de l'abandon par *Molanna* de la recherche de l'élément de construction.

XIII à XVI), le déplacement que l'animal effectue vers l'avant au début de chaque séquence et le mouvement qui le ramène vers l'intérieur de la construction au cours de l'action séquentielle. Nous interprétons ces comportements par des variations périodiques de la valeur attractive que la construction exerce sur l'animal.

Deleurance (1957) formule une hypothèse comparable pour expliquer le comportement du Poliste. Remarquons à ce sujet que les déplacements périodiques de l'animal par rapport à sa construction interviennent dans de nombreux cas. Mais c'est l'ampleur de ces déplacements qui varie d'un cas à un autre. Le Poliste quitte totalement le nid et s'en éloigne à chaque récolte de carton ; le Termite s'écarte surtout de la zone du chantier où il vient de poser une boulette ; quant au Trichoptère, il ne fait que réduire les contacts qui existent entre son corps et la construction. Quoi qu'il en soit, les déplacements en question sont importants en ce qu'ils impriment un caractère répétitif au comportement.

Nous pensons que la valeur attractive de la construction du Trichoptère s'accroît au cours de l'édification de cette dernière. Mais nous pensons également que la fréquence des variations périodiques de cette valeur attractive se modifie, elle aussi, considérablement et que les modalités de ces changements sont spécifiques.

2) Les « tendances »

Les anomalies du comportement que nous avons relevées nous amènent à considérer le travail de construction non pas comme une activité en soi et tout entière orientée vers un même but, mais plutôt comme le résultat de l'exécution de plusieurs activités qui se superposent et se succèdent. Nous avons vu en outre que l'importance de chaque activité variait d'une séquence à une autre et n'était pas toujours en rapport direct avec le travail à effectuer. Pour rendre compte de tout ceci, nous considérons que le travail de construction est déterminé par des tendances (*).

Ainsi, l'animal serait sollicité par trois tendances au début de la construction de son fourreau.

— *Tendance à manipuler des éléments.*
— *Tendance à cisailler.*
— *Tendance à poser des fils de soie.*

Ces tendances initiales seraient élémentaires et elles se manifesteraient à chaque fois brièvement. Mais au cours des étapes successives de l'édification du fourreau, ces tendances se transformeraient, soit en s'estompant, soit au contraire en s'amplifiant et en prenant

(*) Le terme, tendance, a déjà été utilisé par d'autres auteurs pour désigner les facteurs qui incitent les animaux à construire, notamment dans le cas des Araignées.

éventuellement des orientations secondaires. Dans le dernier cas, les tendances acquerraient des caractères différents selon les espèces. Ces caractères seraient d'ordre qualitatif et détermineraient la forme du travail, mais ils seraient également d'ordre quantitatif et régleraient la durée de chacune des activités correspondantes de l'animal.

Cette évolution s'accompagnerait, entre autres, d'un renforcement des tendances. C'est du moins ce qui semble ressortir de l'observation des différentes espèces étudiées et en particulier de *Molanna*. Les phases de comportement au cours desquelles *Molanna* prélève un élément lors de la construction du premier segment du fourreau (tableaux XIII, p. 76, II[e] partie et XIV, p. 78, II[e] partie) sont identiques aux premières phases de l'action séquentielle spécifique (tableau XVI, p. 83, II[e] partie). Or, dans ce dernier cas, l'animal se révèle incapable d'exécuter le premier acte positif de la construction : choisir un élément. En effet, les mouvements d'amassement se répètent tout d'abord sans que les pattes cherchent à prendre un élément. Même si un élément favorable (présentant deux faces planes parallèles) est saisi, il est relâché. Nous pensons donc que c'est un renforcement progressif de la tendance à manipuler, au cours des phases successives de comportement, qui rend peu à peu l'animal capable d'exécuter le premier acte spécifique de la construction. De plus, après la fixation d'un élément sur le fourreau spécifique, l'animal continue à poser des fils de soie, mais les mouvements de filage deviennent de moins en moins précis (tableau XVI). Nous constatons alors qu'ils reprennent peu à peu les caractères des mouvements de filage initiaux (tableau XIII). Contrairement au renforcement progressif des tendances au début de l'action séquentielle, il y aurait donc un affaiblissement progressif des tendances vers la fin de la séquence. D'ailleurs, ces phénomènes s'observent non seulement au début et à la fin de la séquence spécifique mais aussi à propos de chacun des actes de la construction.

3) La coordination motrice initiale et la commande de la construction.

Nous venons de présenter les principaux facteurs que nous rendons responsables de l'exécution des différents actes de la construction. Nous pensons que la valeur attractive de la construction n'est qu'un facteur orientant, tandis que les autres facteurs seraient en outre déclenchants. Selon nous, la pulsion générale à construire et les tendances partielles font naître la véritable commande des mouvements de construction.

Notre étude analytique nous a permis de mettre en évidence le rôle important que tiennent les mouvements de l'enchaînement fondamental dans le comportement constructeur du Trichoptère, comme nous le montrent les tableaux XIII à XVI pour *Molanna*. D'une part, ces mouvements sont responsables de tous les déplacements que

l'animal effectue par rapport à sa construction et, d'autre part, ce sont eux qui en se répétant fréquemment interrompent périodiquement les différentes activités.

La coordination motrice, initiale tient donc un rôle de premier plan dans le comportement constructeur et elle garde une certaine liaison avec toutes les autres coordinations motrices mises en jeu dans ce comportement.

Nous tenons à faire remarquer que la coordination motrice initiale n'intervient pas uniquement dans le comportement constructeur. Nous avons, en effet, retrouvé les mouvements de l'enchaînement fondamental dans les comportements de tête-à-queue, de sectionnement du fourreau, et même lors de la formation du revêtement soyeux. Notons également que les mouvements en question interviennent encore dans le comportement locomoteur. Ainsi, lorsque l'animal chemine, il tend toujours à se déplacer plus vite que son fourreau. Nous le voyons alors marquer périodiquement de brefs temps d'arrêt au cours desquels son corps se contracte rapidement, ce qui provoque le rappel du fourreau. Ajoutons que ces mouvements de rappel ont lieu même lorsque les larvules se déplacent avant d'avoir construit. Enfin les mouvements de l'enchaînement fondamental sont aussi présents dans le comportement alimentaire ; ils provoquent périodiquement de courts soubresauts des animaux, soubresauts qui à chaque fois interrompent l'activité alimentaire. Ainsi, la coordination motrice initiale conserverait des liaisons avec toutes les autres coordinations motrices.

La coordination motrice initiale tient donc une place extrêmement importante dans tous les comportements des larves de Trichoptères. Elle joue un rôle primordial dans le déroulement de certaines phases de comportement, mais en outre elle intervient dans toutes les autres et donne ainsi un caractère discontinu à toutes les activités des animaux.

Jusqu'à présent, nous ne savons pas si c'est la coordination motrice initiale qui interrompt périodiquement l'activité en cours ou au contraire si c'est elle qui relance à chaque fois cette activité. Quoi qu'il en soit, tout se passe comme si dans chaque comportement l'activité générale du Trichoptère était périodiquement renforcée, et ceci corrélativement aux répétitions des mouvements de l'enchaînement fondamental.

Nous supposons donc que dans les différents comportements des larves de Trichoptères, les mouvements sont déclenchés par des *commandes* (*) *élémentaires*, *successives*. Chacune d'elles serait respon-

(*) Nous utiliserons ici le terme, *commande* à la place de celui d'*impulsion*. Nous avons voulu, en effet, éviter toute confusion entre le dernier terme et le mot *pulsion* que nous employons par ailleurs.

sable de l'exécution d'un enchaînement (simple ou complexe) de mouvements.

Ajoutons enfin que dans le cas précis du comportement constructeur, les commandes élémentaires semblent se renforcer peu à peu au cours de l'édification du fourreau. C'est du moins ce qui paraît expliquer le mieux la multiplication progressive des mouvements alternatifs dans les enchaînements complexes.

C. — LES PRINCIPAUX FACTEURS QUI DETERMINENT LE TYPE MOTEUR INITIAL

Le déterminisme du comportement constructeur initial peut être maintenant envisagé de la manière suivante :

La pulsion à construire et la tendance à manipuler font naître une première commande qui déclenche l'action séquentielle et amène l'animal à saisir un élément. Il en résulte également une diminution (ou au moins une modification) de la valeur attractive de la construction (*).

Parfois, les tout premiers mouvements des pattes sont locomoteurs, ce qui indique que la tendance ne se manifeste pas toujours dès le

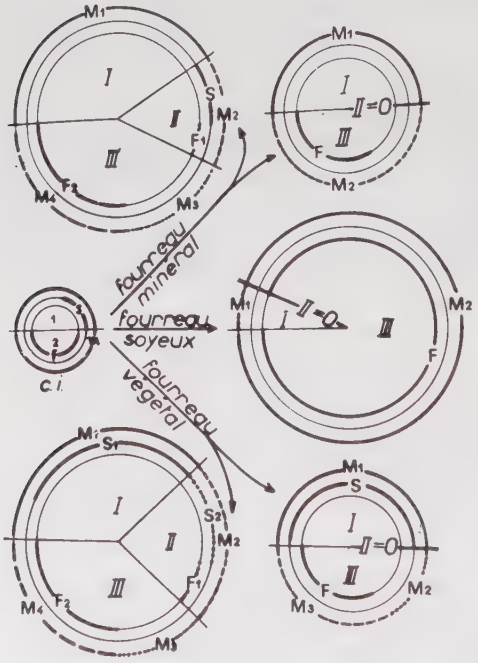


Fig. 17. — (*Voir légende ci-contre*).

(*) Tant que l'animal n'a pas réalisé d'ébauche de construction, on peut penser que le déclenchement de chaque action séquentielle s'accompagne d'une modification de l'état d'excitation de l'animal lié à l'absence du fourreau.

point de départ de la séquence. En outre tant que la tendance demeure faible, l'animal amasse des éléments (mouvements *A*) ; ce n'est que lorsque la tendance se renforce, que la larve saisit un élément et le fait tournoyer (mouvements *R*).

La première commande s'éteint rapidement tandis qu'une seconde prend aussitôt naissance. Maintenant, le comportement de l'animal est encore orienté par la tendance à manipuler, mais également par la tendance à cisailler.

Puis une troisième commande succède à la précédente. Cette fois-ci, le comportement du Trichoptère est orienté :

1° par le renforcement de la valeur attractive de la construction, ce qui déclenche un mouvement de retrait de l'animal conduisant à la mise en place de l'élément sur la construction.

2° par la tendance à manipuler ; les pattes assurent la mise en place définitive de l'élément.

3° par la tendance à poser des fils de soie ; l'animal fixe l'élément sur la construction.

Notre interprétation vaut pour les différents types de comportements observés pendant l'édification des fondations du fourreau et même pour les anomalies du comportement constructeur ainsi que le montrent les deux exemples suivants :

←—

Fig. 17 — *Schéma illustrant les principales voies d'évolution du comportement constructeur à partir du type initial commun.*
m, s et f : *tendances initiales à manipuler, à sectionner et à poser des fils de soie .*
C.I. : *comportement constructeur initial. Séquences brèves et alternance rapide entre périodes d'attraction faible (secteur 1) et forte (secteur 2) de la construction. Au cours de ces séquences, la tendance* m *se manifeste continuellement, contrairement aux tendances* s *et* f.
L'évolution du comportement constructeur est marquée dans tous les cas par une augmentation de la durée des séquences : diminution plus ou moins importante de la fréquence des variations de l'attraction de la construction et modalités diverses de ces variations. L'attraction est faible au début des séquences (I) *: choix de l'élément ; ensuite elle peut se renforcer partiellement* (II) *: développement des comportements de préparation des éléments. Enfin, elle devient forte* (III) *: mise en place et fixation des éléments. Cette attraction peut se renforcer brusquement, le secteur* II *est alors nul. Dans le cas du fourreau soyeux, ce renforcement est précoce et le secteur* III *est très important.*
La tendance à manipuler se manifeste toujours tout au long des séquences mais selon des modalités diverses et plus ou moins nombreuses selon les cas (M_1, M_2... *etc.*).
La tendance à sectionner intervient au début des séquences ; elle est particulièrement importante dans le cas des fourreaux végétaux : découpage des éléments, mais peut donner lieu à un comportement de nettoyage des éléments. Elle est pratiquement nulle dans le cas des fourreaux soyeux et de certains fourreaux minéraux.
La tendance à poser des fils de soie se manifeste surtout dans la dernière partie des séquences : fixation des éléments. Elle prend une importance considérable dans le cas des fourreaux soyeux.

— Les mouvements A_1 interviennent lorsque la construction a pour l'animal une valeur attractive élevée dès le début de l'action séquentielle.

— L'animal sectionne des fils de soie de la construction lorsque la tendance à cisailler se manifeste après le renforcement de la valeur attractive de la construction.

D. — LES PRINCIPALES VOIES EVOLUTIVES DU TYPE MOTEUR DES TRICHOPTERES (fig. 17, p. 110).

A partir du moment où les variations de la valeur attractive de la construction se modifient et où les tendances initiales se développent, la durée de l'action séquentielle commence à augmenter. La première conséquence est une multiplication des commandes élémentaires, donc des enchaînements de mouvements dans les séquences de comportement.

Mais peu à peu la construction acquiert sa valeur attractive spécifique tandis que les tendances propres à chaque espèce se dessinent. Tout ceci est lié à la levée progressive de l'inhibition. Les animaux commencent alors vraiment à construire différemment les uns des autres.

Voici comment s'établissent selon nous les principaux types moteurs des Trichoptères.

La diversification des types moteurs tient tout d'abord à la durée de l'action séquentielle, donc à la fréquence des variations périodiques de la valeur attractive du fourreau. Les différences interspécifiques de cette fréquence peuvent être énormes. Ainsi, l'action séquentielle de *Limnophilus centralis* dure de deux à trois minutes tandis que celle de *Lepidostoma hirtum* atteint couramment une heure.

La durée de l'action séquentielle semble dépendre en partie aussi du temps mis par l'animal pour se procurer l'élément de construction. Cependant, devant la carence du matériau nécessaire, on voit parfois les larves cesser leurs recherches, se retirer dans leur fourreau et exécuter malgré tout les dernières phases de l'action séquentielle.

Mais les modalités de variation de la valeur attractive du fourreau influeraient également sur le déroulement de l'action séquentielle. Ainsi, chez *Limnophilus centralis* il y a sûrement un renforcement brusque de cette valeur attractive. Par contre, chez d'autres espèces (*Limnophilus rhombicus* et *Lepidostoma hirtum* par exemple) ce renforcement est progressif, ce qui favorise le développement des comportements de préparation des éléments.

Les espèces qui construisent un fourreau entièrement soyeux seraient caractérisées entre autres par le fait que la construction acquerrait une valeur attractive élevée dès le début de l'action séquentielle.

L'ampleur de la diversification des types moteurs tient essentiellement à l'aspect que revêt chacune des phases du comportement constructeur. L'ampleur de cette diversification résulte donc surtout de la différenciation des tendances initiales.

La tendance à cisailler peut disparaître plus ou moins complètement. C'est ce qui se passe pour le cas des espèces qui construisent un fourreau entièrement soyeux.

Chez celles-ci, toutefois, la tendance réapparaît de temps à autre ainsi que nous l'avons observé chez *Leptocerus interruptus* ; les animaux arrachent alors quelques fils de soie au bord antérieur de leur fourreau.

Mais la tendance à cisailler se développe dans bien des cas d'une manière considérable et elle est à l'origine de deux autres types de tendances. L'une d'elles est responsable de l'important comportement de découpage des éléments végétaux, l'autre se manifeste par un comportement de « nettoyage » des éléments, tant végétaux que minéraux.

La tendance à poser des fils de soie se développe d'une manière générale chez tous les Trichoptères, mais elle peut aussi présenter des différences selon les cas. Chez certaines espèces (*Limnophilus rhombicus*, *L. lunatus*, *Lepidostoma hirtum* notamment), elle est à l'origine d'une tendance qui se manifeste précocement dans l'action séquentielle, sous la forme d'un comportement au cours duquel l'élément est enduit de soie avant d'être posé sur le fourreau.

Mais la tendance à poser des fils de soie donne surtout naissance à deux autres tendances importantes dont l'une est responsable de la fixation des éléments sur la construction et dont l'autre conduit à la formation du revêtement soyeux, interne du fourreau.

Notre conception selon laquelle il est nécessaire de faire appel ici à deux tendances différentes repose sur le fait que la formation du revêtement soyeux interne du fourreau intervient au cours de périodes de filage totalement indépendantes de celles de construction. A ce sujet, le cas de *Leptocerus interruptus* est significatif. Bien que cet animal construise, à la fin de son cycle larvaire, un fourreau entièrement soyeux, il présente toujours des périodes de surélévation du fourreau et des périodes au cours desquelles il double intérieurement la paroi soyeuse de son habitacle. Les deux types de comportements de produisent indépendamment l'un de l'autre et se déroulent selon des processus précis et totalement différents.

La tendance à manipuler joue un rôle particulièrement important tout au long de chaque séquence de comportement. C'est cette ten-

dance qui va se diversifier le plus. Son développement fait en sorte que chaque espèce se comporte d'une manière qui lui est propre vis-à-vis des éléments et a souvent plusieurs façons de les maintenir et de les retourner au cours des actes successifs du travail de construction.

Cette tendance subsiste même chez les espèces qui construisent un fourreau entièrement soyeux. Le cas de *Leptocerus interruptus* nous conduit en effet à penser que chez ces espèces, la tendance à manipuler est à l'origine de deux tendances dont l'une se manifeste par un comportement d'accrochage des pattes moyennes au support et dont l'autre donne lieu à des prises de contact répétées des pattes antérieures avec le bord du fourreau.

V. — COMMENT S'EFFECTUE LA REGULATION DE LA TAILLE DU FOURREAU ?

Nous savons que les Trichoptères possèdent deux moyens de modifier les dimensions de leur fourreau : soit par une réaction de construction, soit au contraire par une réaction de destruction. Nous allons donc chercher à déterminer la part que prend chacun de ces types de réactions dans la régulation de la taille du fourreau.

A. — LES REACTIONS DE CONSTRUCTION

Le fourreau demeure constamment lié à l'animal pendant toute sa vie larvaire jusqu'à la nymphose, et les dimensions de la construction correspondent toujours sensiblement à celles du corps de son occupant. Il semblerait donc que la larve de Trichoptère cesse de bâtir dès que le fourreau est suffisamment grand pour la contenir et qu'elle se remette à construire lorsque celui-ci devient trop petit pour elle. Autrement dit, tandis qu'un fourreau incomplet stimulerait l'animal à construire, ce dernier ne serait plus incité à travailler lorsque le fourreau serait assez spacieux. Cependant de nombreuses observations nous amènent à croire que l'arrêt de la stimulation à construire n'est pas automatiquement provoqué par l'achèvement du fourreau.

— Pendant l'édification du fourreau, ou au cours de son agrandissement, il arrive chez différentes espèces (*Limnophilus lunatus*, par exemple) que des larves construisent apparemment trop, car elles rognent ultérieurement l'extrémité antérieure de leur fourreau. Or nous avons observé par ailleurs des destructions analogues de la part d'individus placés dans un fourreau dont les dimensions étaient supérieures à celles du leur.

— D'autre part, nous avons fréquemment constaté des défauts de symétrie du fourreau, principalement chez *Molanna*. Dans ces cas,

un des côtés du fourreau paraissait inachevé par rapport à l'autre. Les exemples de dissymétrie sont particulièrement nets au niveau des expansions latérales du fourreau de *Molanna*. Celles-ci sont souvent inégalement développées dans la région antérieure de la construction.

— Des expériences de destruction partielle de la région antérieure du fourreau, pratiquées chez plusieurs espèces (*Molanna angustata*, *Limnophilus lunatus*, *L. centralis*, *Sericostoma personatum*, *Notidobia ciliaris*), nous ont montré que dans la plupart des cas les animaux effectuaient une réparation. Mais il est important de remarquer que la partie reconstruite peut être identique à la partie détruite ou bien être plus grande ou plus petite qu'elle.

Nous déduisons des observations précédentes que l'ajustement des dimensions du fourreau à celles du corps de son occupant n'est qu'approximatif. L'importance quantitative de la construction réalisée n'est pas rigoureusement liée à une perception par l'animal de l'état d'achèvement du fourreau.

Mais, par ailleurs, l'exemple de *Molanna* nous montre que si le fourreau provisoire est édifié pendant une seule grande période de travail, le fourreau définitif l'est durant plusieurs courtes périodes de construction, échelonnées sur deux à trois jours. Et il en est de même pour les autres espèces étudiées. En outre, il semble bien, d'après nos observations, que le fourreau soit agrandi pendant de courtes périodes de construction, apparemment réparties sur l'ensemble du cycle larvaire.

Le cas de *Leptocerus interruptus* nous a permis une étude détaillée (Denis, 1966). Les larves de cette espèce agrandissent leur fourreau au cours de périodes de construction de trois minutes environ, périodes se succédant à intervalles irréguliers de plusieurs heures.

En outre, une destruction locale de la région antérieure du fourreau ne déclenche jamais d'emblée la réaction de réparation. En effet, les larves ne se mettent en général à reconstruire que plusieurs heures plus tard.

Sans nier une certaine excitation de l'animal par sa construction, nous pensons donc que l'édification du fourreau spécifique, de même que l'agrandissement de ce dernier résulteraient surtout de l'établissement intermittent de la pulsion à construire.

Nous ignorons s'il existe chez les Trichoptères un cycle interne de l'activité constructrice, comparable à celui des Polistes. Des recherches en ce sens mériteraient d'être entreprises ; mais pour cela, il faudrait pouvoir préciser au préalable les conditions de l'observation. En effet, avec les Polistes, Deleurance (1957) avait affaire à des animaux adultes et dont le cycle journalier d'activité était parfaitement défini (période diurne). Or les larves de Trichoptères sont ac-

tives de nuit comme de jour ; de plus leur organisme est un organisme larvaire qui évolue constamment au cours d'un long cycle de développement postembryonnaire.

B. — LES REACTIONS DE DESTRUCTION

L'animal élimine à plusieurs reprises la partie postérieure de son fourreau aussi bien lors de l'édification du fourreau initial (destruction du fourreau provisoire) que lors de l'ensemble du développement larvaire. On pourrait donc croire que la présence de la partie qui sera éliminée provoque une excitation de l'animal, excitation qui serait à l'origine de la réaction de destruction. Dans le premier cas, l'excitation pourrait être déclenchée par les caractères grossiers du fourreau provisoire ; dans le second cas, elle pourrait être provoquée par l'étroitesse de la partie postérieure du fourreau ou par l'augmentation de poids consécutive à l'accroissement de taille de ce dernier.

En fait, même si certaines de ces excitations peuvent être à l'origine de réactions de destruction de la part des animaux, plusieurs observations nous conduisent à penser que d'autres facteurs peuvent également provoquer ces réactions.

— Le comportement de sectionnement cesse parfois avant que la région du fourreau à éliminer ne soit totalement détachée. L'animal reprend alors sa position habituelle dans le fourreau. Il peut ainsi conserver pendant plusieurs jours la région en question sans paraître incommodé (il peut même muer).

— D'autre part, l'observation prolongée de larvules ayant construit leur premier fourreau et qui en ont éliminé les fondations nous a révélé que certaines d'entre elles exécutaient à nouveau et à deux, trois ou quatre reprises les mouvements de « double tête-à-queue ». Quand ces animaux se trouvent en position inverse dans le fourreau, ils présentent des mouvements de cisaillement ; mais les mandibules ne font alors qu'effleurer le bord postérieur de la construction (au maximum, quelques particules se trouvent arrachées de-ci, de-là). Nous avons retrouvé des comportements analogues de la part de larves de différents âges et de toutes les espèces observées.

Nous en déduisons que le comportement de tête-à-queue et celui de cisaillement qui lui succède ne sont pas obligatoirement déclenchés par une excitation provenant de la région du fourreau à éliminer.

Nous avons par ailleurs constaté que les animaux n'effectuaient des tête-à-queue que lorsqu'ils possédaient un fourreau complet.

Nous considérons donc la réaction de tête-à-queue comme un comportement spécifique (*), indépendant, et dont la présence est liée à la réalisation préalable d'un état d'équilibre entre l'animal et son fourreau. Toutefois, le déclenchement du tête-à-queue, qui fait reprendre à l'animal sa position habituelle dans le fourreau, est probablement facilité par l'inconfort de la situation.

Selon nous, l'élimination de la partie postérieure du fourreau est une simple réaction de destruction de la part de l'animal. Il se débarrasse de la région qui constitue une entrave à ses mouvements. Et nous interprétons de la même façon les éventuelles réactions de destruction de la région antérieure du fourreau.

En résumé, nous pensons que la régulation des dimensions du fourreau s'effectue de la manière suivante :

La taille du fourreau dépend en première approximation de la cessation d'une stimulation à construire d'origine externe. Un certain état d'équilibre s'établit entre la larve et sa construction, si bien que cette dernière n'incite plus l'animal à travailler.

Mais à tout moment, au cours de la vie larvaire, la taille exacte du fourreau dépend à la fois :

— de la taille de son occupant,

— du nombre de périodes de construction qui sont intervenues et de l'importance de chacune d'elles,

— des éventuelles réactions de destruction de la partie postérieure comme de la partie antérieure du fourreau.

Toutefois, ce que nous savons du déterminisme du comportement de tête-à-queue nous amène à considérer que les destructions de la partie postérieure du fourreau ne constituent pas un véritable mode de régulation de la taille du fourreau. Il est d'ailleurs aisé de constater que l'animal n'habite plus la partie postérieure de son fourreau, lorsque celle-ci est devenue trop étroite. Ceci nous conduit à proposer la notion d'*habitacle*. Ce dernier serait la partie utile du fourreau.

Chez presque toutes les espèces observées, nous avons remarqué que les animaux ne coupaient leur fourreau qu'une seule fois au cours de chaque cycle d'intermue (**), et ceci vers la fin du cycle. Ce fait tendrait à montrer que pendant assez longtemps, après chaque exuviation, la croissance du fourreau serait en retard sur la croissance de la larve. L'élimination de la partie postérieure du fourreau serait le signe de l'établissement d'un équilibre entre l'animal et son habitacle.

(*) Chez la plupart des espèces, ce comportement revêt un aspect particulier. La réaction proprement dite de tête-à-queue est précédée de la fixation du fourreau à un support (Denis, 1966).

(**) Nous avons remarqué qu'en élevage, certaines larves de *Limnophilus lunatus* sectionnaient deux ou trois fois leur fourreau au cours du cycle d'intermue.

Nous concluons que la véritable régulation de la taille du fourreau dépend uniquement des modifications apportées à la partie antérieure de ce dernier : surtout par les réactions de construction mais éventuellement aussi par des réactions de destruction.

CONCLUSIONS GENERALES

Des descriptions sommaires du fourreau initial et surtout l'étude des phénomènes de reconstruction ont montré, depuis longtemps déjà, que les larves de Trichoptères édifient toujours leur fourreau spécifique à la suite d'un étui grossier temporaire. Dans tous les cas, le fourreau spécifique présente une certaine régularité morphologique et structurale qui s'oppose à la grossièreté de l'étui provisoire. Mais les caractères spécifiques se dessinent peu à peu, en rapport avec des modifications successives du comportement constructeur. Au début, les animaux travaillent très vite, ensuite ils construisent de plus en plus lentement, les actes qu'ils exécutent devenant de plus en plus complexes.

Ainsi, la construction passe par plusieurs étapes au cours desquelles le comportement revêt différents aspects. Une étude approfondie de ces étapes et de ces comportements était donc nécessaire pour résoudre les problèmes relatifs à la construction du fourreau.

Notre travail, au cours duquel nous avons suivi les animaux dès l'éclosion, constitue une première étude de la construction proprement dite du fourreau. Nos descriptions se rapportent à *Molanna angustata* Fab. mais des observations parallèles, effectuées sur plusieurs espèces de Trichoptères, nous ont fourni des résultats comparables dans tous les cas.

— Nous précisons les étapes de la construction naturelle du fourreau ; elles sont comparables à celles de la reconstruction.

— Nous présentons une analyse détaillée du comportement aux différentes étapes de l'édification du fourreau, analyse réalisée grâce à une étude de l'ontogenèse motrice.

Un enchaînement de quatre mouvements fondamentaux : redressement - reploiement - incurvation - redressement du corps (enchaînement fondamental) s'établit avant l'éclosion ; il constitue une première et importante composante du comportement. Chaque enchaînement se produit toujours isolément dans l'œuf, mais peu après l'éclosion, l'animal devient capable d'exécuter plusieurs enchaînements consécutifs.

Diverses combinaisons des mouvements de l'enchaînement fondamental et de mouvements alternatifs répétés des appendices se créent peu à peu et constituent des groupes stables que nous avons

nommés enchaînements complexes. Les différentes séquences spécifiques de comportement auront pour base un seul ou plusieurs enchaînements consécutifs.

Au début de l'édification du fourreau, les séquences sont brèves et comportent typiquement trois enchaînements de mouvements (les toute premières séquences peuvent n'en comprendre qu'un seul). Nous montrons que le comportement constructeur initial est commun à toutes les espèces à larves éruciformes étudiées et nous le considérons comme un comportement constructeur primitif des Trichoptères.

Les modifications progressives du comportement, au cours de la construction du fourreau, tiennent à la multiplication de plus en plus importante des enchaînements et à la diversification des mouvements, à partir des types initiaux, dans les séquences successives.

A la suite des résultats de notre étude descriptive :

1) Nous mettons en évidence le rôle du fourreau des Trichoptères.

— a) Le fourreau est responsable de sa propre organisation en raison de l'action à la fois automatique et progressive qu'il exerce sur son constructeur. En outre, cette action est telle que la construction incite l'animal à travailler tant qu'elle n'est pas suffisamment spacieuse pour contenir tout le corps de son occupant. Nous touchons là aux mécanismes régulateurs des dimensions du fourreau.

— b) Au cours de sa réalisation, le fourreau renforce l'excitabilité des organes sensoriels impliqués dans la construction et provoque la mise en fonctionnement progressive de tous les mécanismes nerveux responsables du comportement constructeur spécifique. Du fait de cette action, le fourreau a dû constituer un important facteur sélectif pour les Trichoptères.

2) Nous proposons une interprétation générale du déterminisme du comportement constructeur des Trichoptères.

Nous avons montré que le déclenchement de l'édification du fourreau est principalement lié à l'établissement d'une pulsion interne. Nous montrons aussi que l'orientation précise du comportement tout au long de la construction résulte simultanément :

— de l'attraction (et surtout des variations de cette attraction) exercée par l'édifice sur son bâtisseur et

— de tendances propres aux animaux : tendance à manipuler, tendance à cisailler et tendance à poser des fils de soie.

D'autre part, toute l'activité, tous les actes des larves étant basés sur l'exécution de séries d'enchaînements de mouvements, la succession des phases de comportement, dans chaque séquence, nous semble dictée par une suite de commandes élémentaires qui interviendraient au niveau de chaque enchaînement. Et nous pensons

que les détails du comportement, au cours de chaque phase, dépendent de la manière dont la construction et les tendances influencent la commande élémentaire correspondante.

A partir du comportement constructeur initial qui, nous l'avons vu, est le même chez les différentes espèces, les principales voies d'évolution du comportement constructeur spécifique des Trichoptères s'expliquent par des modifications de plus en plus importantes des facteurs déterminants initiaux : modifications dans la fréquence des variations de la valeur attractive de la construction et modalités de ces variations ; modifications quantitatives et qualitatives des tendances.

Cette étude apporte une solution à certains problèmes relatifs au fourreau des Trichoptères ; mais d'autres problèmes restent encore à résoudre. Ils ont trait notamment :

— A la localisation des organes sensoriels responsables de la perception du fourreau.

— A la nature de ces perceptions.

— A la croissance du fourreau au cours de la vie larvaire.

BIBLIOGRAPHIE

ALM (G.), 1926. — Spinning Glands and cases of Trichoptera larvae. — *Intern. Rev. Hydrobiol.*, 14, p. 233-275.

ALVERDES (F.), 1925. — Schutzinstinkt der Köcherfliegenlarve. — *Biol. Zentralbl.*, Leipzig, 45, p. 149-154.

BERTRAND (H.), 1954. — Les Insectes aquatiques d'Europe. — *Lechevalier Ed., Paris,* vol. II, p. 5-136.

BIERENS DE HAAN (J.A.), 1922. — Uber den Bauinstinkt einer Köcherlarve (*Limnophilus marmoratus*). — *Bijdr. Dierk.*, 22, p. 321-327.

BOTOSANEANU (L.), 1963. — Insecte arhitecti si constructori sub apa. — *Editura stiintifica,* Bucuresti.

CARASSO (N.) et MAILLET (P.), 1954. — Reconstruction du fourreau larvaire chez un Trichoptère Leptoceridae, appartenant au genre *Setodes*. — *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 11e série, 16, p. 35-50.

COPELAND (M.) et CROWELL (S.), 1937. — Observations and experiments on the case building instinct of two species of Trichoptera. — *Psyche,* Cambridge, 44, p. 125-131.

DARCHEN (R.), 1962. — Le comportement des cirières d'*Apis mellifica* devant un « thème » de construction. Le rôle des destructions et des reconstructions des rayons. — *Insectes Sociaux*, France, 9, n° 1, p. 23-38.

DELEURANCE (E.P.), 1957. — Contribution à l'étude du comportement des Polistes (Hymenoptères Vespidés). 1) L'Activité de construction. — Thèse. *Ann. Sci. Nat., Zool.* 11e série.

DEMBOWSKI (J.), 1923. — Studja eksperymentalno-biologicze nad larwa chroschika *Molanna angustata* Curtis. — *Travaux de l'Institut M. Nencki* — Varsovie, n° 30, p. 1-44.

DEMBOWSKI (J.), 1933. — Die Köcherreparation bei der Larve von *Molanna*. — *Acta. Biol. Experim.*, Varsovie, 8 (2), p. 9-22.

DEMBOWSKI (J.), 1933. — Uber die Plastizität der tierischen Handlungen. Beobachtungen und Versuche an *Molanna* Larven. — *Zool. Jahrb. Abt. allg., Zool. u. Physiol*, 53, p. 261-311.

DEMBOWSKI (J.), 1937. — Beiträge zum Instinktproblem. — *Bull. Internat. Acad. polon. Sc. Math. et Natur*, p. 71-92.

DENIS (C.), 1965. — La reconstruction du fourreau par *Limnophilus lunatus* (Trichoptera-Limnophilidae). — *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, 99, n° 3, p. 342-355.

DENIS (C.), 1966. — Observations relatives au comportement des larves de *Leptocerus interruptus* (Trichoptêra-Leptoceridae) lorsqu'elles modifient leur fourreau au cours de l'intermue. — *Sous presse*.

DIEHM (L.), 1949. — Zur Analyse des Köcherbaus der Phryganeidenlarven. — *Zeitschrift für vergleich. Physiol.*, 31,p.627-651.

FANKHAUSER (G.) et REIK (L.), 1935. — Experiments on the case-building of the caddis fly larva, *Neuronia postica* W. — *Physiol. Zool.* Chicago, 8, p. 337-359.

FRITSCH (R.H.), 1941. — Werden Trichoptgrenlarven beiden wahl ihrer Baustoffe durch deren gewicht und form beein flusst. — *Riv. Biol. ital.*, 31, p. 337-346.

GESELL (A.), 1953. — L'embryologie du comportement. — *Presses Universitaires de France*.

GORTER (F.J.), 1929. — Experiments on the case-building of a caddis worm (*Limnophilus flavicornis* Fabr.). — *Tijdschr. ned. dierk*, 1, p. 90-93.

GORTER (F.J.), 1931. — Köcherbauversuche an Trichopteren larven. — *Z. Morphol. u. Okol. Tiere*, 20, p. 443-532.

GRASSÉ (P.P.), 1956. — La régulation des activités instinctives considérée surtout chez les Insectes. — *Colloque sur l'Instinct*, Masson Ed., Paris, p. 561-575.

GRASSÉ (P.P.), 1959. — La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes sp.* La théorie de la stigmergie. — *Insectes Sociaux*, 6, n° 1, p. 41-83.

GRASSÉ (P.P.), 1960. — Les régulations automatiques du comportement collectif des Insectes sociaux et la stigmergie. — *J. Psychol.* n° 1, p. 1-10

GRASSÉ (P.P.), 1965. — L'Ethologie ou Science du comportement. — *Zoologie I*, Encyclopédie de la Pléiade, Gallimard Ed., Paris.

GRASSÉ (P.P.) et NOIROT (Ch.), 1951. — Nouvelles recherches sur la biologie de divers Termites champignonnistes (Macrotermitinae). — *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 11e série, 13, p. 291-342.

GRASSÉ (P.P.) et NOIROT (Ch.), 1955. — La fondation de nouvelles sociétés par *Bellicositermes natalensis* Hav. — *Insectes Sociaux*, 2, n° 3, p. 213-220.

GRASSÉ (P.P.) et NOIROT (Ch.), 1957. — La genèse et l'évolution des termitières géantes en Afrique Equatoriale française. — *C.R. Acad. Sc.* Paris, 244, p. 974-979.

GRASSÉ (P.P.) et NOIROT (Ch.), 1958. — Construction et Architecture chez les Termites champignonnistes (Macrotermitinae). — *Proc. Tenth. Intern.* Congress Ent., 2, p. 515-520.

GRASSÉ (P.P.) et NOIROT (Ch.), 1961. — Nouvelles recherches sur la systématique et l'éthologie des Termites champignonnistes du genre *Bellicositermes* Emerson. — *Insectes Sociaux,* 8, n° 4, p. 311-359.

HAGEN (H.), 1864. — Uber Phryganeiden Gehaüse. — *Stettin Entomol. Zeit* XXV n° 4-6, p. 113-263.

HANNA (H.M.), 1957. — Observations on case building by the larvae of *Limnophilus politus* Mc Lachlan and *L. Marmoratus* Curtis. — *Proc. R. ent. Soc.* London, série A, 32, parts 4-6, p. 47, 54.

HANNA (H.M.), 1960. — Methods of case building and repair by larvae of caddis flies. — *Proc. R. Ent. Soc.* London, série A, 35, parts 7-9, p. 97-106.

HANNA (H.M.), 1961. — Selection of materials for case building by larvae of caddis flies (Trichoptera). — *Proc. R. Ent. Soc.* London, série A, 36, parts 1-3, p. 37-47.

HANNA (H.M.), 1961. — Observations on the egg-lying of some British caddis flies and on case building by newly hatched larvae. — *Proc. R. Ent. Soc.* — London, série A, 36, part 4, p. 57-62.

HICKIN (N.E.), 1942-1959. — Larvae of the British Trichoptera. — *Proc. R. Ent* Soc. London, parts 1-56.

HUBAULT (E.), 1924. — Recherches sur la structure intime des étuis des larves de certains Trichoptères. — *Ann. biol. lac.* 13, p. 99-100.

KELNER-PILLAULT (S.), 1959. — Biologie de la larve d'*Enoïcyla pusilla* Burmeister (Trichoptères Limnophilidae). — *C.R. Acad. Sci.* Fr., 249, n° 20. p. 2 112-4.

KELNER-PILLAULT (S.), 1960. — Biologie, écologie d'*Enoïcyla pusilla* Burm. (Trichoptères-Limnophilides). — *Ann. biol.* France, 36, n° 1-2, p. 51-99.

LESTAGE (J.A.), 1921. — Les Trichoptères, dans « Les larves et nymphes aquatiques des Insectes d'Europe », par ROUSSEAU (E.). Vol. 1, Bruxelles.

LLOYD (L.T.), 1921. — The biology of the North American caddis fly larvae. — *Bull. of the Lloyd Library of Bot., Pharm. and Mat. Med.,* 21, p. 1-124.

MAILLET (P.) et CARASSO (N.), 1952. — Reconstruction du fourreau larvaire chez un Trichoptère Leptoceridae, *Triaenodes conspersa* Ramb. — *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. ani.,* 11e série, 14, p. 473-488.

MARSHALL (W.S.) et VORHIES (C.T.), 1905. — The repair and rebuilding of the larval case of *Platyphylax designatus* Walk. — *Biol. Bull.* Woods Hole, 9, p. 232-244.

MILNE (M.), 1938. — Case building in Trichoptera as an inherited response to oxygen deficiency. — *Canad. Ent.* Orillia, 70, p. 177-180.

MILNE (M.), 1939. — Evolutionary trends in Caddis worm case constructions — *Ann. Ent. Soc. Amer.* Columbus, 32, p. 533-542.

MORETTI (G.P.), 1933. — Esperimenti sulla ricostrusione dei foderi larvali dei Tricotteri. — *Mem. del. Soc. Ent. Ital.,* 12, fasc. II, p. 180-187.

MORETTI (G.P.), 1942. — Comportamento der *Triaenodes bicolor.* — *Boll. Lab. Zool. agr.* Milano, 11, p. 1-45.

MOURAD (Y.), 1955. — L'éveil de l'Intelligence. — *Presses Universitaires de France.*

MURPHY (H.), 1919. — Observations on the egg-laying of the caddis-fly *Brachycentrus nigrisoma* Banks and on the habits of the young larva. — *J. New York Ent. Soc.,* 27, p. 154-158.

NIELSEN (A.), 1948. — Postembryonic development and biology of the Hydroptilidae. — *Det. K. Danske Vidensk. Selsk., Biol.* Skr., V. 1.

OSTWALD (W.), 1899. — Experimentaluntersuchungen über den Köcherbau der Phryganeidenlarven. — *Z. f. Naturw.* 72, p. 1-86.

OSTWALD (W.), 1901. — Uber die Variabilitat der Gehaüse der Trichopterenlarven. — *Z. f. Naturw.*, 74, p. 95-121.

OUDEMANS (J.T.), 1900. — De Nederlandsche insekten. — Den Haag.

PATTEN (W.), 1884. — The development of Phryganids, with a preliminary note on the development of *Blatta germanica*. — *Quart. J. Micr. Sc.*, 24, p. 549-602.

PICTET (F.J.), 1834. — Recherches pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Phryganides. — Genève.

RATHJEN (W.), 1939. — Experimental Untersuchungen zur Biologie and Oekologie von *Enoicyla pusilla* Burm. *Z. Morph. Oekol. Tiere.* Berlin, 35, p. 14-83.

REAUMUR (R.A.F. de), 1737. — Mémoires pour servir à l'histoire naturelle et à l'anatomie des Insectes. — Paris.

SATTLER (W.), 1957. — Beobachtungen an der Larven von *Crunoecia irrorata* Curt. (Trichoptera). — *Sonderd. a. Ber. Limn.*, Flusstat. Freud., VIII.

SILFVENIUS (A.J.), 1902. — Ueber die Metamorphose einiger Phryganeiden und Limnophiliden. I. — *Acta Soc. Fauna Flora Fen.*, 21 n° 4, p. 3-106.

SILFVENIUS (A.J.), 1903. — Ueber die Metamorphose einiger Phryganeiden und Limnophiliden II. — *Acta Soc. Fauna Flora Fen.*, 25, n° 4, p. 3-38.

SILFVENIUS (A.J.), 1904. — Ueber die Metamorphose einiger Phryganeiden und Limnophiliden III. — *Acta Soc. Fauna Flora Fen.*, 27, n° 2, p. 3-76.

STAROPOLSKA (S.) et DEMBOWSKI (J.). — An attempt of analysing the variability in the behaviour of the Caddis fly larva *Molanna angustata* (Acta biol. exper., 15, n° 1, p. 37-55).

STRUCK (R.), 1899. — Neue und alte Trichopterenlarvenhaüse. — *Illustr. Z. Ent.*, 4.

STRUCK (R.), 1903. — Beitrage zur Kenntnis der Trichopterenlarven. — *Mitt. geogr. Gesell. Natur. Mus.*, Lübeck, Heft 17, p. 43-126.

TEYROVSKY (V.), 1934. — Die Reparatur der Köcherwand bei der Larve von *Neuronia ruficrus* (L.). — *Psychol. Forsch ;* 19, p. 182-186.

TINDALL (A.), 1960. — The larval case of *Triaenodes bicolor* Curtis (Trichoptères-Leptocéridés). — *Proc. R. Ent. Soc.* London, série A, 35, parts 7-9, p. 93-96.

TINDALL (A.), 1962. — Specific gravity of the cases of the larvae of *Limnophilus* and *Triaenodes* (Trichoptera). — *Nature,* G.B., 196, n° 4/855, p. 690-691.

UHLMANN (E.), 1924. — Uber Pluripotenz, Spezification und Entwicklungsbahnen im Bauinstinkt der Trichopterenlarven. — *Verhandl. der Deuts. Zool. gesellsch.*, Berlin, 29, p. 99-102.

UHLMANN (E.), 1932. — Instinkt und Entwicklung. Unter besonderer Berücksichtigung des Bauinstinkts der Trichopterenlarven. — *Jena Z. Naturw.*, 67, p. 571-588.

ULMER (G.), 1909. — Trichoptera, in : Die Süsswasserfauna Deutschlands. — *Iena,* Heft 5-6.

VIAUD (G.), 1956. — Taxies et tropismes dans le comportement instinctif. — *Colloque sur l'Instinct,* Masson et Cie Ed., Paris, p. 5-49.

WESENBERG-LUND (C.), 1910. — Uber die Biologie von *Glyphotaelius punctatolineatus* Retz. — *Int. Rev. Hydrobiol.*, 3, p. 93.

WESENBERG-LUND (C.), 1911. — Uber die Biologie der *Phryganea grandis* und über die Mechanik ihrer gehäusebaues. — *Int. Rev. Hydrobiol.*, 4, p. 65-92.

WESENBERG-LUND (C.), 1913. — Wohnungen und Gehäusebau der Susswasserinsekten. — *Fortsch. Naturw.* Fors., p. 64-117.

WHITEHEAD (H.), 1951. — Note on the growth and development of a Caddis fly larva, *Limnophilus vittatus*. — *The Naturalist,* G.B., n° 836, p. 13-15.

WILLIAMS (C.M.) et VAN DER KLOOT (W.G.), 1953. — Cocon construction by the *Cecropia silkworm*. The role of the external environment. — *Behaviour,* 5, n° 2, p. 141-156.

ZADDACH (G.), 1854. — Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau der Gliedertiere. I — Die Entwicklung des Phryganiden — Eies — *Verlag von G. Reiner*, Berlin.

SUMMARY

It has been known for a long time that the larvae of Trichoptera always build their specific case following a rough, temporary tube. In all instances, the case presents a certain specific morphological and structural regularity which is opposed to the roughness of the provisional tube. But the specific characteristics take shape little by little, with successive changes in the building behaviour. At first the animals work very fast, then they build more and more slowly, the actions they perform becoming increasingly complex.

Thus, the construction goes through several stages during which the behaviour assumes different aspects. A careful study of these stages and of these forms of behaviour was therefore necessary to solve the problems relating to the construction of the case.

Our work, during which we followed the animals from hatching, constitutes a first study of the construction of the case. Our description refer to *Molanna angustata* Fab., but parallel observations, carried out upon several species of Trichoptera, provided us with comparable results in all cases.

— We specify the stages of the natural construction of the case ; they are comparable with those of the reconstruction.

— We present a detailed analysis of the behaviour at the different stages of the case building, an analysis made possible by a study of the ontogenesis of motivation.

A chain of four fundamental movements : re-erecting — refolding — incurvation — re-erecting of the body (fundamental chain) is established before hatching ; it constitutes a first and important component of the behaviour. Each chain is always produced separately in the egg, but shortly after hatching, the animal becomes capable of executing several consecutive chains.

Diverse combinations of the movements of the fundamental chain and of repeated alternating movements of the appendages, are created little by little, and form stable groups which we have called « complex chains ». The different specific sequences of behaviour will have as a basis one single or several consecutive chains.

At the beginning of the case building, the sequences are short and typically involde three chains of movements (the very first sequences may involde only one). We show that the initial building behaviour is common to all the species studied with eruciform larvae and we consider it as a primitive building behaviour of Trichoptera.

The progressive modifications of the behaviour, during the construction of the case, are due to the more and more important multiplication of the chains and to the diversification of the movements, from the initial types, in the successive sequences.

After the results of our descriptive study,

1/ We show the rôle of the case of the Trichoptera.

a) The case is responsible for its own organization owing to the action both automatic and progressive which it exercises on its constructor. Moreover, this acting is such that the construction incites the animal to work as long as it is not sufficiently spacious to contain the body of its occupier. We are dealing with the regulating mechanisms of the dimensions of the case.

b) During its realization, the case reinforces the excitability of the sense organs involved in the construction and brings about the progressive setting in motion of all the nervous mechanisms responsible for the specific building behaviour. Owing to this action, the case must have constituted an important selective factor for the Trichoptera.

2/ We propose a general interpretation of the determinism of the building behaviour of the Trichoptera.

We have shown that the starting of the case building is principally linked to the establishment of an internal drive. We also show that the precise orientation of the behaviour throughout the building results simultaneously :

— from the attraction (and above all from the variations of this attraction) exercised by the construction on its builder and

— from tendencies peculiar to the animals : to manipulate, to cut and to lay down silk threads.

On the other hand, all the activity, all the actions of the larvae being based on the performance of chains of movements, the succession of the phases of behaviour, in each sequence, seems to us to be dictated by a series of elementary commands which would intervene at each chain. And we think that the details of the behaviour, during each phase, depend on the way in which the construction and the tendencies influence the corresponding elementary command.

From the initial building behaviour which, we have seen, is the same in the different species, the principal ways of evolution of the specific building behaviour of the Trichoptera are explained by more and more important modifications of the initial determining factors : modifications in the frequency of the variations of the attractive value of the construction and modalities of these variations ; quantitative and qualitative modifications of the tendencies.

DEUXIEME THESE

LES TERMITIERES ET LEUR EDIFICATION

VU :
Le Président de la Thèse

VU .
Le Directeur de la Thèse

VU ET APPROUVÉ
Rennes, le 9 juin 1966
Le Doyen de la Faculté des Sciences
J. BOCLE

N° 361/F3/AM
VU ET PERMIS D'IMPRIMER
Rennes, le 13 juin 1966
Le Recteur de l'Académie de Rennes
H. LE MOAL

Le Directeur de la Publication : RAYMOND HENRY
Imprimerie « LES PRESSES » 45 - PITHIVIERS
Dépôt légal 2e *trimestre* 1968